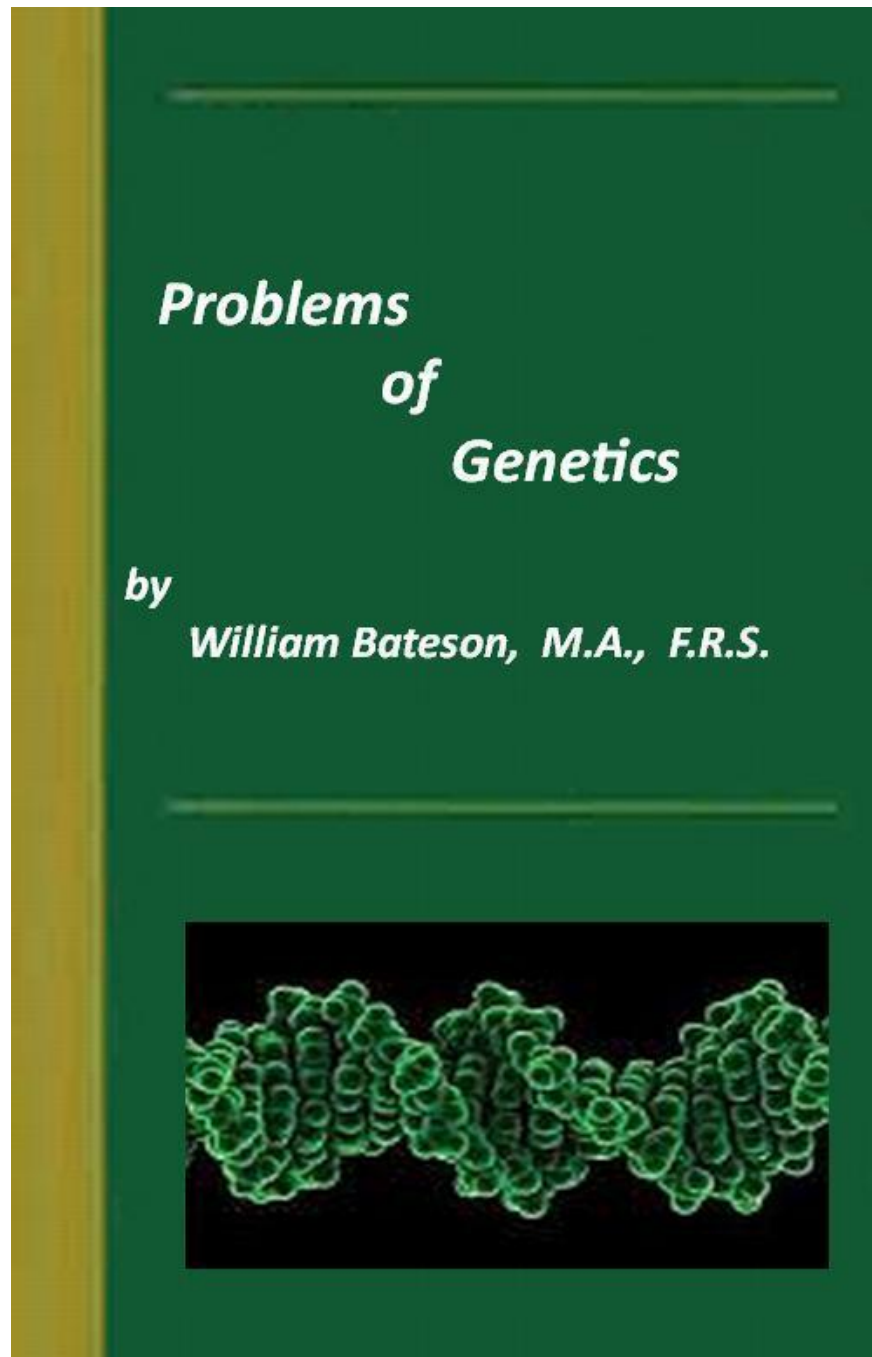


Проблемы генетики

Уильям Бейтсон



Электронная книга проекта Гутенберга по проблемам генетики

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Проблемы генетики

Автор: Уильям Бейтсон

Дата выхода: 4 января 2014 г. [Электронная книга № 44582]

Последнее обновление: 23 октября 2024 г.

Язык: Английский

Кредиты: Подготовлено Крисом Карноу, Полом Маршаллом и командой онлайн-корректоров по адресу <http://www.pgdp.net> (Этот файл создан на основе изображений, щедро предоставленных интернет-архивом)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ГУТЕНБЕРГА "ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ" ***

ЙЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

МЕМОРИАЛЬНЫЕ ЛЕКЦИИ МИССИС ХЕПСЫ ЭЛИ СИЛЛИМАН

ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ

МЕМОРИАЛЬНЫЕ ЛЕКЦИИ СИЛЛИМАНА

ОПУБЛИКОВАНО ИЗДАТЕЛЬСТВОМ ЙЕЛЬСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ЭЛЕКТРИЧЕСТВО И МАТЕРИЯ. Автор Джозеф Джон Томсон,
доктор философии, доктор философии, старший научный сотрудник *Тринити-колледжа, Кембридж, Кавендишский профессор экспериментальной физики, Кембридж.*
Цена 1,25 доллара нетто; почтовые расходы 10 центов дополнительно.

ИНТЕГРАТИВНОЕ ДЕЙСТВИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.

Автор Чарльз С. Шеррингтон,
доктор медицинских наук, почтенный доктор права, профессор, доктор философии,
Холт, профессор физиологии в Ливерпульском университете.
Цена \$3,50 нетто; почтовые расходы 25 центов дополнительно.

РАДИОАКТИВНЫЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ. Автор Эрнест Резерфорд, доктор философии, доктор юридических наук, профессор физики *Макдональд, Университет Макгилла.*

Цена \$3,50 нетто; почтовые расходы - 22 цента дополнительно.

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРИЛОЖЕНИЯ
ТЕРМОДИНАМИКИ К ХИМИИ.**

Автор доктор Вальтер Нернст, профессор и директор Института физической химии Берлинского университета.
Цена 1,25 доллара нетто; почтовые расходы 10 центов дополнительно.

ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ. Автор Уильям Бейтсон, доктор медицинских наук, профессор, директор Садоводческого института Джона Иннеса, Мертон-Парк, Суррей, Англия.
Цена \$4,00 нетто; почтовые расходы 25 центов дополнительно.

ДВИЖЕНИЯ ЗВЕЗД. С особым упором на движения, Определенные с помощью спектрографа. Автор Уильям Уоллес Кэмпбелл, доктор медицинских наук, директор обсерватории Лик, Калифорнийский университет.
Цена \$4,00 нетто; почтовые расходы 30 центов дополнительно.

ТЕОРИИ РЕШЕНИЙ. Автор Сванте Август Аррениус, доктор философии, sc.d., m.d., директор физико-химического отделения Нобелевского института, Стокгольм, Швеция.
Цена 2,25 доллара нетто; почтовые расходы 15 центов дополнительно.

РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТЬ. Физиологический анализ общего действия раздражителей на живые вещества.

ВуМакс Верворн, профессор Боннского физиологического института.
Цена \$3,50 нетто; почтовые расходы 20 центов дополнительно.

ЭВОЛЮЦИЯ СОВРЕМЕННОЙ МЕДИЦИНЫ.

Автор Сэр Уильям Ослер, барт, доктор медицины, доктор права, доктор философии, региональный профессор медицины Оксфордского университета.
Цена \$3.00 нетто; почтовые расходы 40 центов дополнительно.

ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ

АВТОР Уильям Бейтсон, m.a., f.r.s.

ДИРЕКТОР ИНСТИТУТА САДОВОДСТВА ДЖОНА ИННЕСА, ДОСТОПОЧТЕННЫЙ. НАУЧНЫЙ СОТРУДНИК КОЛЛЕДЖА СВЯТОГО ИОАННА В КЕМБРИДЖЕ И БЫВШИЙ ПРОФЕССОР БИОЛОГИИ В УНИВЕРСИТЕТЕ

С ИЛЛЮСТРАЦИЯМИ



Нью-Хейвен: Издательство Йельского университета
Лондон: Издательство Хамфри Милфорда
Оксфордского университета

MCMXIII

Авторское право, 1913 г.
Йельским университетом

Впервые напечатано в августе 1913 г. тиражом 1000 экземпляров

ФОНД СИЛЛИМАНА

В 1883 году президенту и стипендиатам Йельского колледжа в городе Нью-Хейвен было оставлено наследство в размере около восьмидесяти пяти тысяч долларов в качестве подарка от ее детей в память об их любимой и уважаемой матери, миссис Хепсе Эли Силлиман.

На этом основании Йельскому колледжу было поручено организовать ежегодный курс лекций, призванный проиллюстрировать присутствие и провидение, мудрость и благость Бога, проявляющиеся в естественном и нравственном мире. Они должны были быть обозначены как Мемориальные лекции миссис Хепсы Эли Силлиман. Завещатель был убежден, что любое упорядоченное изложение фактов природы или истории способствует завершению этого фонда более эффективно, чем любая попытка подчеркнуть элементы доктрины или вероучения; и поэтому он предусмотрел, что лекции по догматическому или полемическому богословию должны быть исключены из сферы действия этого фонда и что предметы должны быть выбраны скорее из областей естественных наук и истории, уделяя особое внимание астрономии, химии, геологии и анатомии.

Далее было указано, что каждый ежегодный курс должен быть положен в основу тома, который станет частью серии, посвященной памяти миссис Силлиман. Мемориальный фонд перешел во

владение Корпорации Йельского университета в 1901 году; и настоящий том представляет собой пятую часть серии мемориальных лекций.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В этой книге излагается суть цикла лекций, прочитанных в Йельском университете, где я имел честь занимать должность лектора Силлимана в 1907 году.

Задержка публикации была вызвана целым рядом причин.

Поскольку целью лекций является обсуждение некоторых более широких проблем биологии в свете знаний, приобретенных с помощью менделевских методов анализа, было важно, чтобы сначала был предпринят достаточно полный отчет о выводах, сделанных на их основе, и поэтому я отложил настоящую работу до тех пор, пока не будет завершена книга о принципах Менделя.

При попытке провести более общее обсуждение влияния этих явлений на теорию эволюции я обнаружил, что мне постоянно мешает сознание того, что такая трактовка преждевременна, и сомнение, не лучше ли было бы отложить дискуссию на неопределенный срок. В том, что виды возникли в результате эволюционного процесса, никто всерьез не сомневается; но мало кто из тех, кто знаком с фактами, выявленными генетическими исследованиями, сейчас склонен строить предположения относительно способа, которым был осуществлен этот процесс. Наши знания о природе и свойствах живых существ слишком скудны, чтобы оправдать любые подобные попытки. Конечно, можно внести свои предложения: хотя, однако, эти идеи могут иметь стимулирующее значение в лекционном зале, они выглядят слабыми и неубедительными, когда излагаются в печатном виде. Работа, которая, возможно, однажды даст им тело, еще не завершена.

Разработка отрицаний - это всегда неблагодарная задача, которую часто откладывают ради позитивного дела эксперимента. Такая работа, к счастью, сейчас продвигается в большинстве центров научной жизни. О многих предметах, рассматриваемых здесь, мы уже знаем больше, чем в 1907 году. Задержка с производством позволила включить эти новые материалы.

Книга не претендует на звание трактата, и количество иллюстративных примеров выдержано в умеренных рамках. Многие примеры были выбраны из американской естественной истории, поскольку они подходят для книги, предназначенной в первую очередь для американских читателей. Факты в основном приводятся с чужих слов, и я хочу выразить свою благодарность за обильную помощь, полученную от американских коллег, особенно от сотрудников Американского музея в Нью-Йорке и Бостонского музея естественной истории. В связи с конкретными предметами выражаются личные признания.

Доктор Ф. М. Чепмен был настолько любезен, что проследил за приготовлением цветной пластинки для *Colaptes* и разрешил взять напрокат Пластинку, представляющую различные формы *Helminthophila*, взятую у его североамериканских славов.

Я в долгу перед господами . Macmillan & Co., за разрешение воспроизвести несколько рисунков из *Материалов для изучения вариативности*, иллюстрирующих темы, которые я хотел рассматривать в новых ассоциациях, и М. Ледюку за разрешение использовать рис. 9.

В заключение я благодарю моих друзей из Йеля за высокую честь, которую они оказали мне, пригласив внести свой вклад в серию лекций Силлимана, и за много доброты, полученной во время восхитительного пребывания в этом добродушном доме обучения.

Содержание.

ГЛАВА		СТРАНИЦА
I.	Вводный. Проблема видов и разнообразия	1
II.	Меристические явления	31
III.	Сегментация, органическая и механическая	60
IV.	Классификация вариативности и природа существенных вариаций	83
Примечание к главе IV	94	V.
.....	Теория мутаций	97
.		
	Примечание к главе V	116
VI.	Вариативность и локальность	118
VII.	Местная дифференциация — <i>продолжение</i> . Пересекающиеся формы	146
VIII.	Локально дифференцированные формы — <i>продолжение</i> .	164
IX.	Последствия изменившихся условий	187
X.	Последствия изменившихся условий — <i>продолжение</i> .	213
XI.	Стерильность гибридов. Заключительные замечания	234
	Заключительные замечания	248
	Указатель предметов	251
	Указатель лиц	252

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ.

Рисунок	на	странице
1.	Бивень индийского слона.	37
2.	Челюсти коньков.	38

3.	Синдактилия человеческих рук и ног.	47
4.	Синдактилия стопы человека.	48
5.	Черешок <i>бегонии филломанской</i> .	51
6.	Лапы полидактильных кошек.	52
7. & 8.	Позвонки питона.	61
9.	Осмoticеские новообразования.	64
10.	Тип листьев у <i>Primula sinensis</i> .	70
11.	Геометрические соотношения у <i>членистоногих</i> .	73
12.	Правая клешня омара.	76
13.	Формы <i>Aceras hircina</i> .	124
	Разновидность славок.	159

ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ

ГЛАВА I

Вводный

Цель этих лекций - обсудить некоторые знакомые явления биологии в свете современных открытий. В последнее десятилетие девятнадцатого века многие из нас поняли, что для достижения какого-либо серьезного прогресса в группе проблем, которые обычно называют Теорией эволюции, необходимо разработать и применять методы исследования более прямые и проникающие, чем те, которые после всеобщего признания дарвиновских взглядов были признаны адекватными. Такие методы, очевидно, должны были быть найдены при критическом и исчерпывающем изучении фактов изменчивости и наследственности, на которых основаны все концепции эволюции. Для построения истинной синтетической теории эволюции было необходимо, чтобы изменчивость и наследственность не просто постулировались как аксиомы, а тщательно исследовались как явления. Такое исследование сам Дарвин действительно предварительно начал, но требовалась работа более тщательного и всеобъемлющего качества. Согласно общепринятому взгляду, который предписывала ортодоксальность того времени, термины "вариация" и "наследственность" обозначали процессы настолько расплывчатые и неопределенные, что о каком-либо аналитическом исследовании их не могло быть и речи. Однако вскоре, когда было начато систематическое исследование естественных фактов, сразу же выяснилось, что общепринятые идеи вариации были необоснованны. Вариативность очень часто рассматривалась как определенное и специфическое явление, по-разному влияющее на разные формы жизни, но во всем своем разнообразии демонстрирующее многочисленные и часто очевидные признаки регулярности. Это наблюдение по своей сути не было новым. Несколько примеров определенных вариаций были хорошо известны Дарвину и другим, но многие, особенно сам Дарвин в последние годы жизни, тем не менее были склонны принижать значение таких фактов. Следовательно, затем они впали во всеобщее пренебрежение. При

более тщательном исследовании обилие таких явлений оказалось гораздо большим, чем предполагалось в настоящее время, и обсуждение их природы выдвинуло на первый план более весомое соображение, а именно, что различия, с помощью которых эти определенные или прерывистые вариации снова и снова образуются, приближаются к классу различий, с помощью которых виды отличаются друг от друга, и сопоставимы с ним.

Интерес к таким наблюдениям больше нельзя было отрицать. Чем больше их изучали, тем более очевидным становилось то, что с помощью фактов вариации был пролит новый свет на физиологический состав и возможности живых существ. Таким образом, генетика перестает быть просто методом исследования теорий эволюции или происхождения видов, а представляет собой новый и до сих пор не испытанный инструмент, с помощью которого можно исследовать природу живого организма. Точно так же, как при изучении неживой материи наука начинала с рассмотрения внешних свойств веса, непрозрачности, цвета, твердости, способа возникновения и т.д., Отмечая только такие свидетельства химических свойств и способностей, которые случайно обнаруживаются спонтанно; и гораздо позже перешла к открытию, что эти случайные проявления химических свойств, правильно интерпретированные, дают ключ к внутренней природе разнообразия материи, так и в биологии, исследовав те особенности живых существ, которые могут быть замечены обычными наблюдениями, мы, наконец, приходим к пониманию того, что при изучении самих по себе свойства живых организмов в отношении наследственности и изменчивости являются признаками об их внутренней природе и предоставить доказательства такой природы, которые не могут быть получены ни из какого другого источника.

В то время как такие идеи постепенно формировались в наших умах, произошло повторное открытие работы Менделя. Исследования, которые раньше считались лишь желательными, теперь стало легко проводить, и на вопросы, касающиеся генетических взаимосвязей и состава сортов, теперь можно получить определенные ответы. Без ущерба для того, что может открыться в будущем, будь то в результате ограничения или расширения метода Менделя, можно с уверенностью заявить, что теперь у нас есть средства для начала анализа живых организмов и выделения многих единиц или факторов, которые по существу определяют и вызывают развитие нескольких их атрибутов.

Короче говоря, суть менделизма заключается в открытии существования единичных признаков или факторов. Для описания метода Менделя, того, как он применяется и чего он уже достиг, необходимо обратиться к другим работам.^[1] Я предполагаю, что с этой частью предмета я достаточно знаком. В этих лекциях я скорее поставил перед собой задачу рассмотреть, как выглядят определенные проблемы, если смотреть с точки зрения, к которой привело нас применение этих методов. Действительно, обсуждать такие вопросы несколько преждевременно. Работа по менделевскому анализу продвигается с огромной скоростью, и все, что я могу сказать, очень скоро может быть вытеснено как устаревшее. Тем не менее обсуждение такого рода может оказать, по крайней мере, временную услугу в направлении исследования к вопросам, представляющим особый интерес.

Проблема видов и разнообразия

Нигде наши новые знания о наследственности и изменчивости не применимы более непосредственно, чем к проблеме, что такое вид и что такое разновидность? Я не могу утверждать, что мы уже в состоянии ответить на этот важный вопрос, но, как сейчас выяснится,

наш способ атаки и ответы, которые мы ожидаем получить, не те, которые предусматривались нашими предшественниками. Если мы взглянем на историю научной концепции видов, то обнаружим много признаков того, что лишь сравнительно недавно определенность видов стала строгим каноном научной веры и что предпринимались попытки установить точные границы этой концепции. Когда в шестнадцатом и семнадцатом веках началось тщательное изучение разнообразия живых существ, названия применялись самым вольным образом, и, давая название животному или растению, натуралисты того времени не имели никаких скрытых намерений. Имена были даны тем существам, о которых писатель предполагал рассказать. Когда Геснер или Альдрованди ссылаются на все виды лошадей, единорогов, собак, русалок и т.д., о которых они видели или читали, давая каждому описательное название, они не имеют в виду "возводить" каждый названный вид в "определенный ранг"; и если бы кто-нибудь спросил их, что они подразумевают под видом, практически наверняка у них не было бы ни малейшего представления, что может подразумевать этот вопрос, или какого-либо подозрения, что это поднимает фундаментальную проблему природы.

Поскольку самопроизвольное зарождение было предметом ежедневных наблюдений, а затем не подвергалось сомнению, а о сверхъестественных событиях всех видов обычно сообщали многие свидетели, трансмутация видов не обладала врожденной невероятностью. Например, Маттиоли, [2], не ожидал, что его обвинят в ереси, когда он заявил, что *мутация Stirpium* является обычным явлением. Приведя примеры индуцированных модификаций, он написал: "Tantum enim в растении naturae germanitas potest, но не solum saepe praedictos praestet effectus, а также etiam ut alteram в alteram stirpem facile vertat, ut cassiam в cinnamomum, sisymbrium в mentham, triticum в lolium, hordeum в avenam и ocymum в serpyllum".

Я не знаю, кто первым подчеркнул необходимость четкого понимания смысла, в котором следует применять термин "вид". Во второй половине семнадцатого века Рэй проявляет некоторую степень озабоченности по этому поводу. Во введении к *Истории растений*, 1686 г., он обсуждает некоторые трудности и излагает принцип, согласно которому сорта, которые могут быть получены из семян одного и того же растения, следует рассматривать как принадлежащие к одному виду, будучи, я полагаю, первым, кто предложил это определение. То, что могут появиться новые виды, он отрицает как несовместимое с Бытием 2, в котором провозглашается, что Бог завершил работу Творения за шесть дней. Тем не менее, он не полностью дискредитирует возможность "трансмутации" видов, такой, что один вид может в качестве исключительного случая дать начало другому и почти родственным видам. О таком явлении он приводит иллюстрации, подлинность которых, по его словам, он против своей воли вынужден признать. Он добавляет, что некоторые могут усомниться в том, являются ли в приведенных случаях две рассматриваемые формы действительно различными видами, но этот отрывок тем не менее ценен, поскольку показывает, что концепция видов как отдельных неизменяемых сущностей не должна была стать священной и неоспоримой догмой, которой она впоследствии стала. [3]

В начале восемнадцатого века Марчант, [4] наблюдая внезапное появление лакированной разновидности *Mercurialis*, высказывает предположение, что виды в целом могли возникнуть в результате сходных мутаций. Действительно, из различных отрывков становится очевидным, что для авторов семнадцатого и начала восемнадцатого веков виды представлялись просто как более или менее определенные группы, границы которых не было необходимости определять с большой точностью. Такие взгляды соответствовали общей научной концепции того времени.

Изменчивость видов, например, иногда сравнивают (см., например, Sharrock, loc. cit.) с метаморфозами насекомых, и следует помнить, что поиски Философского камня, с помощью которого должна была осуществляться трансмутация металлов, лишь недавно были дискредитированы как преследование.

Я думаю, что понятие особого, фиксированного значения, которое следует придавать виду в отличие от разнообразия, действительно, редко встречается категорически выраженным в работах Линнея.

Но с появлением *Естественной системы* произошли большие перемены. Линней был прежде всего человеком порядка. Предвидя огромную практическую выгоду для науки, которую должна принести кодификация номенклатуры, он изобрел такую систему.

Не подлежит сомнению, что Линней совершил для нас великие дела и превратил Естественную историю в управляемую и доступную подборку фактов вместо беспорядочной кучи; но у упорядоченности ума есть и другая сторона, и изобретатели и интерпретаторы систем вскоре приписывают им силу и точность, которых на самом деле у них нет.

Систематик - это прежде всего тот, кто дает названия, как считал Рэй с его более широкими взглядами. Линней также в "изречении к *Естественной системе*" наивно замечает, что он намеревается продолжить работу, начатую Адамом в Золотом веке, - дать имена живым существам. Однако именование включает в себя очень тонкие процессы мышления и логики. Осуществляемая в свете скудных и несовершенных знаний, она влечет за собой все пагубные последствия преждевременных определений и способствует появлению поверхностных иллюзий окончательности. Так было и с системой Линнея. Можно было бы написать интересную статью из истории биологии, посвященную росту и постепенному закреплению концепции видов. Читателям собственных трудов Линнея хорошо известно, что его взгляды невозможно изложить в нескольких словах. Выраженные в разное время на протяжении долгой жизни и в различных связях, они представляют собой те многочисленные несоответствия, которые обычно отражают ум, сохраняющий способность к развитию. Ничто, безусловно, не могло быть яснее, чем часто цитируемое заявление *Philosophia Botanica*: "Видовой итог"многообразие форм в принципе всех созданий"" с соответствующим отрывком "Разновидности растений, возникающие из-за видовых мутаций, вызванных случайными случаями". Однако эти высказывания не стоят особняком. В нескольких местах, особенно в знаменитой диссертации о пелорических *линариях*, он прямо рассматривает возможность возникновения новых видов путем скрещивания, заявляя, тем не менее, что считает такое событие маловероятным. В этом эссе он ссылается на наблюдение Марчанта о лакиниде *Mercurialis*, но хотя он ясно заявляет, что это растение следует рассматривать только как разновидность нормального, он не выражает никакого мнения о том, что современное происхождение новых видов должно быть невозможным. В более поздней диссертации о гибридных растениях он возвращается к той же теме. Опять же, хотя он утверждает, что виды не могут быть созданы путем скрещивания, он рассматривает этот вопрос не как еретический абсурд, а как заслуживающий уважительного рассмотрения.

Значение афоризмов, предваряющих лекции о Естественных порядках, понять нелегко. Они изложены с предельной формальностью, и мы не можем сомневаться, что в них приведены собственные слова Линнея, хотя для протокола мы полагаемся на записи его учеников.

Текст первых пяти выглядит следующим образом:

1. Creator T. O. in primordio vestiit Vegetabile *Medullare* principiis constitutivis diversi *Corticalis* unde tot difformia individua, quot *Ordines* Naturales prognata.
2. *Classicas* has (1) plantas Omnipotens miscuit inter se, unde tot *Genera* ordinum, quot inde plantae.
3. *Genericas* has (2) miscuit Natura, unde tot *Species* congeneres quot hodie existunt.
4. *Species* has miscuit Casus, unde totidem quot passim occurrunt, *Varietates*.
5. Suadent haec (1-4) Creatoris leges a simplicibus ad Composita.

Naturae leges generationis in hybridis.

Hominis leges ex observatis a posteriori.

Мне неясно, какие части отнесены в первом предложении соответственно к "*Продолговатому мозгу*" и "*Кореголовного мозга*", кроме того, Линней предполагал, что многообразие было впервые вызвано разнообразием в "*Коре*". Этот отрывок становится еще более неясным, если читать его в связи с эссе "*Неоднозначное поколение*", где он выражает убеждение, что *продолговатый мозг* формируется матерью, а *кора* головного мозга - отцом как у растений, так и у животных.[5]

Но как бы то ни было, он рассматривает это первоначальное разнообразие как результат формирования Естественных Порядков, каждый из которых представлен одним индивидуумом.

Во втором афоризме Всемогуший представлен как создающий роды путем смешивания отдельных *классических растений*, или прототипов Естественных Порядков.

Третье утверждение является наиболее примечательным, поскольку в нем он заявляет, что Виды образовались в результате действия Природы, которая путем смешивания родов произвела *родственные виды*, а именно виды внутри каждого рода, в количестве, существующем сейчас. Наконец, Случайность, смешавшая виды, породила столько разновидностей, сколько существует вокруг нас.

Таким образом, Линней, очевидно, рассматривал смешение первоначально ограниченного числа типов как достаточную причину всего последующего разнообразия, и ясно, что он проводит антитезу между *Творцом*, *Природой* и *Казусом*, отводя каждому особую роль в процессах. Действия, приводящие к образованию родов, очевидно, считаются завершенными в дни Творения, но эти слова не показывают определенно, что роли, сыгранные Природой и Случайностью, были настолько ограничены.

Недавно также Э. Л. Грин[6] привлек внимание к некоторым любопытным высказываниям, скрытым в *Species Plantarum*, в которых Линней ссылается на промежуточные и переходные виды, используя язык, который даже предполагает эволюционные склонности современного типа, и их нелегко интерпретировать иначе.

Что бы ни считал истиной сам Линней, результатом его трудов было убеждение в том, что виды животных и растений неизменны. Линней привел в порядок всю массу названий, и старые фантастические преобразования с ростом знаний утратили свою актуальность; постоянство

видов считалось само собой разумеющимся, но только после открытого провозглашения эволюционной доктрины Ламарком мы обнаруживаем энергичные и страстные утверждения неизменности, характерные для первой половины девятнадцатого века.

Не следует предполагать, что поборники постоянства не были знакомы с сортовыми различиями и с возникшей таким образом проблемой, но, по их мнению, эти трудности были просто очевидными, и при достаточно тщательном наблюдении они предположили, что критические и постоянные различия истинного вида могут быть обнаружены, а непостоянные вариации обнаружены и устранены.

Во всяком случае, таково было мнение, сформированное большим сообществом естествоиспытателей в конце восемнадцатого и начале девятнадцатого веков, и, по сути, несмотря на рост эволюционных идей, оно остается руководящим принципом систематиков по сей день. Существуют "хорошие виды" и "плохие виды", и систематики Европы и Америки тратят большую часть своего времени на их составление и обсуждение.

В некоторых своих аспектах эта проблема, конечно, стояла перед более ранними натуралистами. Паркинсон, например (1640), представляя свою трактовку *Иерархии*, писал: "Изложить все семейство Бражников в должной форме и порядке - это такой сложный мир, что я сильно сомневаюсь в своих способностях, поскольку Лайен хеви на своих плечах уже преодолел их ... ибо такого множества разновидностей, относящихся к одному растению, нельзя найти даже в *"rerum natura"*, как я думаю", и та же идея, что трудность заключается скорее в несовершенных способностях человека к различению, чем в природе материалов, подлежащих различению, отражена во многих ранних и поздних трактатах.

Однако с большим всплеском научной деятельности, последовавшим за Линнеем, трудность стала острой. Одновременно со всех частей света в музеи собирались огромные массы новых материалов, а изделия старых стран пересматривались с новым рвением и в количественном масштабе, ранее не использовавшемся. Но проблема, как назвать формы и где провести линии, сколько их следует включить под одним названием и где требуется новое название, - все это ощущалось скорее как трудность каталогизатора, чем как физиологическая проблема. И поэтому мы все еще слышим, с одной стороны, о путанице, вызванной чрезмерным "расщеплением" и подразделениями, а с другой - о некритичных "комках", которые объединяют под одним названием формы, которые другой коллекционер или наблюдатель хотел бы различить.

Вопреки надеждам Дарвина, принятие его взглядов не привело ни к какому реальному улучшению — едва ли вообще к каким-либо изменениям ни в практике, ни в целях систематиков. В известном отрывке из *"Происхождения"* он уверенно заявляет, что, когда его интерпретация будет общепринята, "Систематики смогут продолжать свои труды, как в настоящее время; но их не будут постоянно преследовать смутные сомнения в том, является ли та или иная форма истинным видом. Я уверен, и говорю это по собственному опыту, что это принесет немалое облегчение. Бесконечные споры о том, являются ли около пятидесяти видов британской ежевики хорошими видами, прекратятся". Тем не менее, эти споры продолжаются почти точно так же, как и раньше. Это правда, что биологи в целом не участвуют, как раньше, в этих дискуссиях, потому что они полностью отказались от систематики; но те, кто занимается реальной работой по названию и каталогизации животных и растений, обычно обсуждают

старые вопросы по-старому. Мнения и практика по-прежнему расходятся: одни склонны придавать большое значение небольшим различиям, другие пренебрегать ими.

Работа систематиков в целом не только продолжается так, как будто Дарвин никогда не писал, но и их отношение к этим проблемам изменилось лишь незначительно. В подтверждение этого утверждения я могу сослаться на несколько каталогов Британского музея, большую часть *"Биологии Центральной Америки"*, *"Птиц Северной Америки"* Риджуэя, *"Гавайской фауны"*, да и практически на любые наиболее важные систематические публикации Англии, Америки или любой другой страны. Эти работы составлены наиболее опытными систематиками всех стран по нескольким группам, но, за редкими исключениями, они не вызывают особых опасений относительно фундаментальной реальности конкретных различий. О том, что систематики считают видовую единицу первостепенной важности, свидетельствует тот факт, что весь процесс сбора и распространения образцов организован с учетом этого.

Почти всегда коллекции организованы таким образом, что явления изменчивости замаскированы. Формы, промежуточные между двумя видами, по возможности сортируются в отдельные коробки под третьим конкретным названием. Если вид склонен постоянно ассоциироваться с мутационной формой, мутанты отбираются, независимо от обстоятельств их происхождения, из образцов, среди которых они были пойманы, и выделяются под особым названием. Только внимательно изучив оригинальные этикетки образцов и распределив их в соответствии с местностью и датами, можно проследить их естественную взаимосвязь. Опубликованные отчеты об этих коллекциях часто не обращают внимания на различия, другие делают их предметом случайных ссылок. Очень немногие действительно считают их важными. Из таких указаний, несомненно, очевидно, что систематики придают концепции видов значение, совершенно отличное от того, которое предполагал Дарвин.

Я хорошо знаю, что некоторые очень выдающиеся систематики считают всю проблему решенной. Они придерживаются того же мнения, что и Дарвин, что видовое разнообразие не имеет физиологической основы или причинно-следственной связи, кроме приспособленности, и что виды представляют собой непостоянные группы, границы которых в конечном счете определяются требованиями окружающей среды или "приспособленностью". Таким образом, специфическое разнообразие живых существ рассматривается как нечто совершенно отличное по своей природе от специфического разнообразия неорганических веществ. На практике тех, кто разделяет эти мнения, можно, как и следовало ожидать, найти среди "объединителей", а не среди "отщепенцев". В их работе, безусловно, дарвиновской теории фактически следуют как руководящему принципу; не проанализированные взаимосвязи всех видов принимаются как ставящие под сомнение целостность вида; лежащая в основе физиологическая проблема забыта, и, хотя продукт почти не имеет ценности как вклад в биологические исследования, я едва ли могу предположить, что он сильно помогает прогрессу других отраслей нашей науки.

Но почему, за этими исключениями, последствия общепринятой теории эволюции так мало отражены в систематическом рассмотрении живых существ? Несомненно, причина в том, что, хотя систематик может быть убежден в общей истинности теории эволюции в целом, он по-прежнему придерживается мнения, что виды - это действительно разные вещи. Для него все еще существуют "хорошие" виды и "плохие" виды, и его опыт подсказывает ему, что различие между ними - это не просто вопрос степени или мнения.

Кому-то может показаться, что это просто извращение, отказ видеть очевидную истину, проявление духа коллекционера, а не натуралиста. Но, признавая, что из-за преувеличения концепции видов систематики иногда доходят до абсурда, я не думаю, что основания для их веры в последнее время рассматривались с тем вниманием, которого они заслуживают. Феномен видового разнообразия в одинаковой степени проявляется живыми существами, принадлежащими ко всем большим группам, от высших до низших, позвоночными, Беспозвоночными, Простейшими, Сосудистыми растениями, Водорослями и бактериями, причем все существующие разновидности такого рода, что существование видовых различий между ними в целом может быть признано с одинаковой степенью успеха и с очень похожими ограничениями. Во всех этих группах есть много видов, вполне определенных и безошибочно узнаваемых, и другие, практически неопределенные. Универсальное присутствие специфичности, как мы можем это назвать, столь же ограниченной и охарактеризованной, является одной из ее наиболее замечательных особенностей. Таким образом, эта специфика не только универсально присутствует среди различных форм жизни, но и проявляется в отношении самых разнообразных характеристик, которые проявляют живые существа. Таким образом, виды можно различать по особенностям формы, численности, геометрического расположения, химического строения и свойств, половой дифференциации, развитию и многим другим свойствам. По любому из этих признаков или по нескольким из них вместе взятых виды можно отличить от других видов. Следует также отметить, что определенность этих различий не имеет существенной зависимости от природы характеристики, которая их проявляет. Например, иногда говорят, что цветовые различия не имеют большого систематического значения, но каждый систематик знаком с примерами (такими как у дикого вида *Gallus*), у которых цвета, хотя и сложные, проявляют очень мало вариаций. С другой стороны, особенности строения, половая дифференциация и другие признаки, которые по нашим стандартам оцениваются как существенные, могут быть объявлены проявляющими большую или малую вариативность не в соответствии с каким-либо принципом, который можно обнаружить, а просто в зависимости от того, оказывается ли внимание к одному виду или группе видов или к другому. Во многих группах животных и растений наблюдатели обнаружили признаки, которые какое-то время считались окончательной диагностикой вида. Чешуекрылые и двукрылые, например, были переклассифицированы в соответствии с их развитием. Благодаря значительному диапазону форм можно легко определить эти признаки, но, как теперь хорошо известно, нейрация не более защищена от вариаций, чем любой другой признак организации, и у некоторых видов большая изменчивость является правилом. Опять же, когда—то некоторые верили, что гениталии чешуекрылых служат основой для окончательного определения - с аналогичным продолжением. В некоторых группах, например, *Lycaenidae* или *Hesperidae*, есть формы, почти или совсем неразличимые при внешнем осмотре, но одного взгляда на гениталии достаточно, чтобы различить многочисленные виды, в то время как, напротив, среди *Pieridae* большой диапазон видов почти не отличается в этих отношениях; и опять же, у редких видов гениталии демонстрируют очень значительные вариации.

Утверждение о том, что животные и растения в целом делятся на определенные и узнаваемые виды, является приближением к истине. Такое утверждение легко оправдать, тогда как утверждать обратное было бы явно абсурдным. Например, недавно один очень компетентный орган написал: "Во всей чешуекрылой фауне Англии нет ни одного вида с действительно неопределенными пределами".^[7] Другие могут быть склонны делать определенные оговорки, но таких исключений будет настолько мало, что они вряд ли повлияют на действительность

общего утверждения. Декларация может быть распространена на другие ордена и другие земли.

Мы, конечно, знаем, что феномен видового разнообразия осложняется локальной дифференциацией: что, в общем, формы, которые не могут свободно расселяться, демонстрируют множество местных рас, и что некоторые из них, очевидно, являются адаптивными, а некоторые даже обязаны своими особенностями прямому воздействию окружающей среды. Каждый систематик также прекрасно понимает, что при работе с коллекциями из малоизученных стран наличие полиморфизма или даже спорадической изменчивости может затруднить практическое различие видов и, возможно, на какое-то время сделать его невозможным; тем не менее, признавая, что большая часть разнообразия обусловлена географической дифференциацией, а часть - спорадической изменчивостью, наш опыт наших собственных флор и фаун поощряет веру в то, что, если бы мы были досконально знакомы с этими экзотическими видами, обычно было бы возможно установить их специфические ограничения с приближением к определенности.

Ибо, помимо любого вопроса о справедливости этих более широких выводов, если мы исследуем феномен специфичности так, как он проявляется в тех примерах, которые находятся у нас под рукой, мы, несомненно, найдем множество признаков того, что видовое различие не является простым следствием естественного отбора. Сила этого утверждения заключалась главным образом в апелляции к невежеству. С ростом знаний их убедительность неуклонно уменьшалась, и такое убеждение могло быть сформулировано только в то время, когда факты вариации были неизвестны.

Во времена Дарвина не предпринималось серьезных попыток изучить проявления изменчивости. Огромное количество разнообразных фактов раньше можно было привести в качестве, казалось бы, сопоставимых иллюстраций явления "Вариации". Время показало, что эта масса свидетельств поддается анализу. При первом обнародовании создавалось впечатление, что изменчивость - это явление, в целом распространенное среди живых существ таким образом, что конкретные разделения должны быть произвольными. Когда эта изменчивость проанализирована и выяснено, что она частично является результатом гибридизации, частично следствием стойкости гибридов при партеногенетическом размножении, полиморфизмом, обусловленным постоянным присутствием особей, представляющих различные комбинации менделевских аллеломорфов, частично также временным эффектом изменения внешних обстоятельств, мы видим, насколько осторожными мы должны быть, делая выводы о неопределенности конкретных пределов на основе простого знания о существовании промежуточных звеньев. И наоборот, из-за случайного сочетания или вводящего в заблуждение сходства в признаках, которые мы считаем существенными, формы, генетически различные, часто смешиваются вместе, и, таким образом, дивергенция таких форм по другим их признакам, которые мы объявляем несущественными, проходит как пример вариации. Наконец, и это, пожалуй, самый плодотворный из всех источников путаницы, впечатление неопределенности видов создается существованием многочисленных локальных форм, географически изолированных друг от друга, форм, различия которых могут быть отнесены к любой из перечисленных мною категорий.

Наступление велось со многих сторон. Что-то появилось в результате работ систематиков, что-то - в результате культурных экспериментов, что-то - в результате непосредственного изучения

изменчивости в том виде, в каком она проявляется в природе, но прогресс особенно обусловлен экспериментальным исследованием наследственности. Исходя из всех этих направлений исследования, мы получаем один и тот же ответ; то, что натуралисты пятьдесят лет назад считали изменчивостью, представляет собой не одно явление, а множество, и то, что они привели бы в качестве доказательства против определенности видов, на самом деле может вообще не поддаваться такому построению.

Если мы можем еще раз провести физическую аналогию, различия, с которыми сталкивается систематический натуралист при изучении живых существ, столь же разнообразны, как и те, с которыми сталкивались химики на заре своей науки. Различия, обусловленные механическими смесями, аллотропией, различиями температуры и давления или степенью гидратации, все это необходимо было различать по отдельности, прежде чем отчетливо проявилось существенное разнообразие, обусловленное разнообразием химического состава, и я предполагаю, что только после того, как будет проведен более строгий анализ разнообразия животных и растений во всеобъемлющем масштабе, мы сможем с какой-либо уверенностью заявить, существует или нет естественное и физиологическое различие между видами и разновидностями.

Как я уже говорил выше, проблема может быть изучена наиболее эффективно именно в ближайших случаях. Сравнение форм из разных ситуаций вносит определенный вклад; но наиболее прямой свет на проблему можно получить только путем тщательного изучения поведения, особенно генетического, знакомых видов, живущих в присутствии своих ближайших союзников. Я не могу понять позицию тех, кто, рассматривая такие факты, которые выявляет это исследование, может самодовольно заявлять, что специфическое различие - это всего лишь вопрос степени. С распространением эволюционных идей говорить о постоянстве видов стало немодно, и все же насколько поразительны и непостижимы проявления этой постоянства!

Рассмотрим группы видов составляющих комплекса *agrestis* разделе рода *Вероника*, а именно *Tournefortii*, комплекса *agrestis*, и *polita*.

Эти три растения растут бок о бок в моем саду, как и в подходящих условиях на обширной территории регионов с умеренным климатом. В течение многих лет я внимательно наблюдал за ними и познакомился с их различиями и сходствами. Никогда не возникает никаких реальных сомнений относительно идентичности того или иного растения. Виды демонстрируют некоторую изменчивость, но я никогда не видел ни одного, который приобрел бы какие-либо отличительные черты других. Один взгляд на плоды сразу определяет, к какому виду принадлежит растение. Я считаю невозможным поверить, что постоянство этих различий напрямую зависит от их ценности как вспомогательных средств в борьбе за существование. Способ существования трех форм, насколько мы можем судить, очень похож. Каким бы стандартом мы ни считали систематическое родство, я полагаю, мы согласимся с тем, что эти виды действительно очень близки друг к другу. Бентам даже придерживается мнения, что *политика* - это просто разновидность *агрессивности*.

В таких случаях, как этот, утверждалось, что специфические черты нескольких типов были отдельно развиты во многих различных местностях и что их нынешняя ассоциация обусловлена последующим перераспределением. Из этих вероник мы действительно знаем, что одна, *Tournefortii* (= *Buxbaumii*), на самом деле, недавно завезена с востока.^[8] Но такой ход рассуждений приводит к еще большим трудностям. Ибо если верно, что особенности нескольких видов были усовершенствованы и сохранены из-за их ценности для выживания для

их владельцев, то отсюда следует, что должно быть много способов достижения одного и того же результата. Но поскольку достаточная адаптация может быть обеспечена многими способами, трудно понять исчезновение общего предка этих форм. Очевидно, что это должно было быть растение, очень похожее по общему строению на своих современных представителей. Как и они, это, должно быть, был однолетний сорняк с организацией, соответствующей этому образу жизни. Почему же тогда, после того как он был должным образом усовершенствован для этого существования, он должен был быть полностью заменен рядом других различных приспособлений для выполнения того же самого, и — если предположить постепенный переход — не только ими, но и каждой промежуточной стадией между ними и первоначальным прародителем? Несомненно, очевидный вывод из таких фактов состоит в том, что бремя, возложенное на теорию постепенного отбора, намного больше, чем она может выдержать; что адаптация на практике не очень подходит и что различия между этими несколькими видами *Veronica* возникли не из-за их ценности для выживания, а скорее потому, что ни одно из их различий не было настолько разрушительным, чтобы привести к истреблению его обладателя. Когда мы видим, что эти различные вероники, каждая из которых жестко воспроизводит свой родительский тип, все благополучно выживают в конкуренции друг с другом, не приходим ли мы к выводу, что *терпимость* имеет такое же отношение к разнообразию видов, как и строгость Отбора? Несомненно, своим продолжительным существованием эти виды обязаны тому факту, что каждый из них достаточно хорош для жизни, но как мы можем прямо или косвенно соотнести различия между ними с определением Естественного отбора?

Контроль отбора является слабым, в то время как соответствие видовому различию часто очень строгое и точное, и не менее того, даже когда несколько близкородственных видов сосуществуют в одной и той же местности и в одних и тех же обстоятельствах.

Теория отбора терпит неудачу именно в том месте, где она была разработана, чтобы помочь: *специфическое различие*.

Давайте рассмотрим несколько иной набор фактов в случае другой пары почти родственных видов *Lychnis diurna* и *vespertina*. У этих двух растений много общего. Оба являются двудомными многолетниками, с чем-то похожими цветами, один малиновый, другой белый. Однако у каждого из них есть свои особенности, которые заметны практически в любой части его строения, будь то цветок, лист, плод или семя, различия, которые позволили бы человеку, досконально знакомому с растениями, сразу определить, от какого вида был взят даже маленький кусочек. Однако сходство настолько велико, что позволяет с готовностью подтвердить предположение о том, что эти двое были всего лишь разновидностями одного вида. Бентам, следуя Линнею, фактически высказывает это предположение, уместность которого мы впоследствии рассмотрим. Теперь этот случай типичен для многих. Эти две формы широко распространены, встречаясь иногда по отдельности, иногда в сочетании. *L. diurna* - растение для живых изгородей и защищенных мест. *L. vespertina* распространен на полях и открытых пространствах, где *diurna* практически не встречается; но нередко *vespertina* встречается в ассоциации с *diurna* в местах, которые это растение часто посещает. В данном случае я не сомневаюсь, что мы имеем дело с организмами с несколько иными способностями. О том, что *L. vespertina* обладает способностями, которых нет у *diurna*, очень ясно свидетельствует тот факт, что *diurna* иногда полностью отсутствует в районах, где может изобиловать *веспертина*.^[9] Но для того, чтобы понять истинные генетические отношения двух

растений друг к другу, необходимо понаблюдать за их поведением при встрече, что происходит нередко. Если изучить популяцию *Lychnis* в такой местности, то окажется, что она состоит из множества несомненных и немодифицированных *diurna*, некоторого количества — иногда нескольких, иногда многих — аналогично немодифицированных *vespertina* и неопределенной, но обычно довольно небольшой доли растений, очевидно гибридов между ними. Как можно согласовать эти факты с точкой зрения, что видовое различие не имеет никакой естественной основы, кроме требований окружающей среды?

Ортодоксальная теория Дарвина предполагает, что в результате постепенного процесса Естественного отбора либо один из этих двух типов произошел от другого, либо оба от третьего типа. Я не могу представить, чтобы кто-нибудь, знакомый с фактами, выдвинул первую гипотезу в случае *сЛихнисом*, и я также не могу представить себе какой-либо процесс, постепенный или внезапный, посредством которого *диурна* могла произойти из *веспертины* или *веспертина* из *диурны*. Однако и то, и другое, без сомнения, могло быть производным от какого-то первоначального третьего типа. Вполне возможно, что *Lychnis macrocarpa* из Буассье, уроженца Южной Испании и Марокко, может быть этой оригинальной формой. Говорят, что этот вид сочетает в себе белый цветок (как у *L. vespertina*) с загнутыми назад зубцами-капсулами (как у *diurna*).^[10] Но каким бы ни был общий предок, если мы хотим верить, что эти два вида произошли от него в результате постепенного процесса естественного отбора, основанного на адаптации, необходимо сделать огромные предположения относительно особой приспособленности этих двух форм и особой непригодности общего родителя, и эти предположения должны быть специально использованы и повторены для каждой особенности строения или привычек, отличающих три формы.

Почему, если общий прародитель был достаточно силен, чтобы выжить и дать начало этим двум видам, сейчас он либо полностью утрачен, либо, по крайней мере, отсутствует во всей Северной Европе? Два его предполагаемых потомка, хотя и столь отличны друг от друга, как мы видели, часто способны занимать одну и ту же территорию. Если они постепенно произошли от общего прародителя — обязательно очень похожего на них самих, — можем ли мы поверить, что эта первоначальная форма всегда, при всем разнообразии почвы и обстановки, в которых они обитают, не могла существовать? Кто-то может вообразить, что гибриды, которые встречаются в ситуациях, занимаемых обеими формами, являются этим первоначальным родительским видом. Но ничто не может быть более определенным, чем то, что эти растения представляют собой просто гетерозиготные комбинации, образованные объединением гамет, несущих признаки *diurna* и *vespertina*.^[11] Поскольку они могут быть точно воспроизведены в F₁ или в более поздних поколениях этого скрещивания, когда оно искусственно выведено; при выведении из их семей проявляются ощутимые явления более или менее сложной сегрегации; и обычно, если, возможно, не всегда, они частично стерильны.^[12] В местности на побережье Норфолка, которую я хорошо знаю, есть полоса неровностей, в основном песчаная, которая тянется вдоль берега. Эта земля полна *веспертины*. Менее чем в ста ярдах от берега есть переулочек, где обитает *диурна*, и среди *веспертин* на песчаном берегу всегда встречаются гибридные формы, несомненно, являющиеся результатом оплодотворения соседней популяции *диурны*. Семена, сохраненные от этих гибридов, дали *vespertina* и снова гибриды, очевидно, были оплодотворены другими *vespertina* или другими гибридами, и я не сомневаюсь, что такие гибридные растения, если их оплодотворить *diurna*, дали бы некоторое *diurna* потомство. Отсутствие *diurna* в таких населенных пунктах справедливо может быть истолковано как

указание на то, что *diurna* находится там в действительно невыгодном положении в борьбе за жизнь.

Но если, признав это, мы продолжим рассматривать, как образуются особые способности *vespertina* или что именно ставит *diurna* в невыгодное положение, мы окажемся совершенно неспособными показать ни малейшей связи между успехом одной или неудачей другой, с одной стороны, и *специфическими характеристиками*, которые отличают две формы, с другой. Ортодоксальный селекционист, как обычно, апеллировал бы к невежеству. Мы спрашиваем, что может получить *веспертина* за свои белые цветки, более ланцетные листья, серые семена, почти прямые зубцы-коробочки, более длинные плоды, которые *diurna* теряет из-за своих красных цветков, более яйцевидных листьев, темных семян, загнутых назад зубцов-коробочек и более коротких плодов? Нам говорят, что каждая из этих вещей *может* повлиять на жизнеспособность их владельцев. Мы не можем утверждать, что это неправда, но мы хотели бы иметь доказательства того, что это правда. Та же проблема стоит перед нами в тысячах и тысячах примеров, и со временем мы начинаем чувствовать, что спекулятивные апелляции к невежеству, хотя и диалектически допустимые, обеспечивают недостаточную основу для утверждения, которое, если его принять, должно стать основой обширной схемы позитивного конструирования.

Всем должно быть совершенно ясно одно: рассматривать две столь глубоко отличающиеся формы как одну, поскольку можно показать, что между ними существуют промежуточные соединения неизвестной природы, - это простое увеливание от трудностей, и такой курс действительно создает искусственные препятствия на пути тех, кто стремится обнаружить происхождение органического разнообразия.

В энтузиазме, с которым были восприняты эволюционные идеи, специфика живых существ была почти забыта. Точность, с которой представители вида так часто сходятся в диагностических, специфических признаках, не принималась во внимание; и научный мир, постоянно акцентируя внимание на факте изменчивости, с готовностью убедил себя в том, что виды, в конце концов, были всего лишь плодом воображения человеческого разума. Не берясь заявлять о том, что могут выявить только будущие исследования, я предполагаю, что, когда изменчивость будет должным образом изучена и несколько видов изменчивости будут успешно различены в соответствии с их соответствующей природой, результат сделает естественную определенность видов все более очевидной. Ранее в таком случае, как у двухвидов *Lychnis*, ряд "промежуточных звеньев" считался осязаемым доказательством того, что *vespertina* "классифицировалась" до *diurna*.... Несомненно, именно на этот факт Бентам опирался бы, предполагая, что оба они могут быть одним видом.^[13] Генетические тесты, хотя и применяемые пока несовершенно, позволяют почти с уверенностью утверждать, что эти промежуточные формы ни в каком истинном смысле не являются вариациями от одного вида в сторону другого, а комбинациями элементов, происходящих от обоих.

Признаки, по которым очень близкородственные виды отличаются друг от друга, можно обнаружить в самых разнообразных чертах их организации. Иногда можно увидеть специфическое различие в характере, который, по нашему мнению, важен в борьбе, но по крайней мере так же часто это какая-то маленькая деталь, которую мы не можем не считать тривиальной, достаточной для различения двух видов. Даже когда диагностический момент имеет такую природу, что мы можем представить, что он оказывает серьезное влияние на

экономику, мы абсолютно не в состоянии предположить, почему этот признак должен быть необходимым для вида А и ненужным для вида В, его ближайшего союзника. Домашний воробей (*Passer domesticus*) по общему строению очень похож на древесного воробья (*P. montanus*). Они отличаются небольшими цветными точками. Например, у *montanus* есть черное пятно на щеке, которого нет у *domesticus*. Наличие у одного вида и отсутствие у другого одинаково определены, и в обоих случаях мы одинаково неспособны предложить какое-либо соображение полезности по отношению к этим признакам. Эти два вида отличаются также характеристикой, которая, как вполне можно предположить, имеет большое значение. Удоместика два пола сильно дифференцированы, петух более наряден, чем курица. С другой стороны, у *montanus* оба пола одинаковы, и, если мы возьмем стандарт от *domesticus*, мы можем справедливо сказать, что у *montanus* курица имеет окраску самца. Вполне разумно предположить, что такое различие может свидетельствовать о какой-то большой разнице в физиологической экономии, но экономическое значение этого, возможно, важного различия столь же необъяснимо, как и значение кажущейся тривиальной, но в равной степени диагностической цветовой точки.

Я говорил об устойчивых характеристиках двух видов. Если мы обратимся к совершенно другой особенности, их соответствующей склонности к альбиностической изменчивости, мы окажемся в точно такой же трудности. *Passer domesticus* - это вид, у которого особи более или менее пестрого окраса встречаются особенно часто, но у *P. montanus* такие вариации крайне редки, если вообще встречаются. Автор раздела о птицах в "*Королевской естественной истории*" (III., 1894-5, стр. 393) обращает внимание на этот факт и отмечает, что у этого вида он не знает подобного экземпляра.

Таким образом, эти два вида, помимо любых различий, которые, как мы можем предположить, связаны с их соответствующими привычками, характеризуются небольшими фиксированными различиями в окраске, поразительной разницей во вторичных половых признаках и разницей в изменчивости. Во всех этих отношениях мы не можем сформулировать никаких предположений относительно какой-либо экономической причины, по которой один вид должен дифференцироваться одним способом, а другой - другим, и я полагаю, что это простой самообман, который предполагает надежду на то, что при более полном знании будут обнаружены причины такого рода.

Две обыкновенные британские осы, *Vespa vulgaris* и *Vespa germanica*, представляют собой еще одну пару видов, тесно связанных, хотя и резко отличающихся друг от друга, что наводит на схожие размышления. Оба обычно строят подземные гнезда, но из несколько разных материалов. *V. vulgaris* использует гнилую древесину, из которой гнездо приобретает характерный желтый цвет, в то время как *V. germanica* соскребает выветрившиеся поверхности палисадинок и другой открытой древесины, материал, который превращается в серые стенки гнезда. Черенок, на котором подвешено гнездо (обычно к корню) у *germanica*, свободно проходит через отверстие во внешней оболочке, но у *vulgaris* эта внешняя стенка прочно соединена со стеблем. По внешнему виду и строению тела эти два вида настолько похожи, что их часто путали даже натуралисты, и для неподготовленного наблюдателя они совершенно неразличимы. Тем не менее, существуют небольшие различия, которых почти, хотя и не совсем всегда, достаточно, чтобы различить эти две формы. Например, желтая часть глазных пазух заострена у обыкновенного, но не заострена у германики. У *V. vulgaris* часто есть черные пятна на большеберцовых костях, в то время как у *germanica* большеберцовые кости обычно

однотонно желтые. У обоих видов на грудной клетке имеется горизонтальная желтая полоса, но в то время как у *vulgaris* это простая узкая полоса, у *germanica* она расширена книзу посередине. Эти и другие, на первый взгляд, тривиальные детали окраски, хотя и не являются абсолютно постоянными, все же настолько близки к постоянству, что отклонения в этих отношениях являются совершенно исключительными. Наконец, гениталии самцов, хотя и не сильно отличаются друг от друга, представляют собой небольшие структурные отличительные черты, которых достаточно, чтобы с первого взгляда отличить два вида.^[14]

Рассматривая значение различий между этими двумя осами, мы сталкиваемся со старой проблемой, проиллюстрированной Воробьями. У этих двух видов несколько разный образ жизни, и мы должны были бы ожидать, что различия в организации тела будут соответствовать различиям в привычках. Но действительно ли это то, что мы находим? Конечно, нет. Предполагать, что существует соответствие между маленькими точками цвета и строения, которые мы видим, и соответствующими образами жизни двух видов, совершенно необоснованно. Мы не имеем ни малейшего представления о природе такого соответствия, о том, как оно может быть составлено и в чем оно может состоять.

Не пора ли отказаться от этих фантастических ожиданий, которые никогда не реализуются? Повсюду, как среди животных, так и среди растений, проблема видовых различий повторяется в той же форме. Ввиду таких фактов, которые я привел и которые могут бесконечно множиться, устойчивость конкретных признаков не может быть легко признана мерой их экономической значимости для их обладателей. Частота проявления специфической фиксированности произвольна и прихотлива, иногда акцентируя внимание на черте или свойстве, которые, как можно предположить, имеют большое значение, но так же часто это связано с самыми незначительными поверхностными особенностями.

Частота *изменчивости* не менее парадоксальна, и без исследования конкретного случая никто не может сказать, что будет обнаружено с большой или малой изменчивостью. Сама характеристика, которая у одного вида может демонстрировать крайнюю изменчивость, у родственного вида может демонстрировать крайнее постоянство. Иллюстрации придутся по вкусу любому натуралисту, но нигде эта истина не представлена так ярко, как в британских ночных бабочках. Многие из них настолько разнообразны, что, по общему выражению, "едва ли можно найти два одинаковых", в то время как другие демонстрируют сравнительно незначительные различия. Едва ли нужно отмечать, что в примерах, которые я имею в виду, свидетельства большой изменчивости никоим образом не связаны с обилием, с которым встречается конкретный вид, поскольку обычные виды могут демонстрировать постоянство, а менее распространенные виды могут демонстрировать большую изменчивость. Полиморфизм, по-видимому, теперь является, по крайней мере, общим свойством изменчивых видов, поскольку фиксированность является свойством фиксированных видов. В качестве иллюстрации я могу сослаться на следующие примеры.

Dianthoecia capsincola - обычная и широко распространенная моль, которая питается *лухнусами*. У нее мало вариаций. *Dianthoecia carpophaga* - еще один вид, питающийся в основном *силеном*. Его повадки очень похожи на повадки *капсинколы*. Как и этот вид, он имеет широкий географический ареал и в изобилии встречается в своих местах обитания, но в отличие от *capsincola*, *carpophaga* демонстрирует сложный ряд разновидностей. *Agrotis suffusa*

(= *упсилон*) - моль, широко распространенная в южной половине Англии. Он очень постоянен по цвету и отметинам. *Agrotis segetum* и *tritici* чрезвычайно разнообразны как по окраске, так и по отметинам, встречаясь в огромном количестве разнородных форм по всему их распространению. Из этих и нескольких других видов *Agrotis* существует множество названных разновидностей, некоторые из которых различными авторами рассматривались как особо отличающиеся. Из рода *Noctua* многие виды (например, *festiva*) демонстрируют сходный полиморфизм, но *N. triangulum*, хотя и демонстрирует некоторые вариации в определенных отношениях, обычно очень постоянен в своем типе, и то же самое верно для *N. umbrosa*.

У нескольких видов *Taeniocampa*, особенно у *instabilis*, разнообразие форм чрезвычайно, в то время как *cruda* (= *pulverulenta*) является сравнительно постоянным видом. Род *Plusia* содержит ряд постоянных видов, но у *Plusia interrogationis* мы встречаем тот факт, что центральная серебристая отметина подвергается бесконечным изменениям. "На самом деле нет двух одинаковых, - говорит мистер Татт, - и смотреть на длинный ряд *вопросов* - это все равно что смотреть на серию китайских иероглифов". В отличие от этого, у нас есть тот факт, что в *Plusia gamma* очень похожая серебристая метка ни в коем случае не является переменной.

Я взял эту серию примеров у ночных бабочек, но было бы так же легко проиллюстрировать то же самое утверждение на примере Geometridae или Micro-Lepidoptera.^[15] Например, у меня есть длинная серия *Peronea cristana*, которую мне подарил мистер У. Х. Б. Флетчер из Богнора. Все они были выбиты из одной и той же живой изгороди, и их полиморфизм таков, что никто, непривычный к подобным примерам, не мог предположить, что они принадлежат к одному виду. Другая распространенная форма, *P. schalleriana*, обитающая в сходных условиях, демонстрирует сравнительно небольшую изменчивость.

Следует особо отметить, что вариация, о которой я говорю, является подлинным полиморфизмом. Некоторые из перечисленных видов проявляют также географическую изменчивость, обладая определенными и часто поразительно отличными расами, свойственными определенным местностям; но помимо существования такой локальной дифференциации, выделяется тот факт, на который я хотел бы обратить особое внимание, а именно, что некоторые виды чрезмерно изменчивы, в то время как другие для сравнения постоянны, в обстоятельствах, которые мы можем справедливо считать сопоставимыми.

Этот факт трудно согласовать с общепринятой точкой зрения, что конкретный тип напрямую определяется Естественным отбором и что точность, с которой вид соответствует своему образцу, является показателем близости этого контроля. Любой, кто знаком с характеристиками ночных бабочек, согласится с тем, что ночнушки, геометриды и кривоножки - это существа, существование которых в некоторой степени зависит от успеха, с которым они могут избежать обнаружения своими врагами в воображаемом состоянии. Поэтому мы не удивляемся, обнаружив, что некоторые виды этих отрядов демонстрируют определенные географические вариации в соответствии с характером местности, что, как можно разумно предположить, способствует их защите. Если бы это было все, то не было бы ничего, что могло бы вызвать удивление. Мы могли бы даже допустить, что изменчивость может способствовать сохранению животных, находящихся в таком положении, исходя из принципа, что среди разнообразия окружающей среды некоторые из них, вероятно, будут находиться в гармонии с объектами, на которых они покоятся. Но мы не можем признать правдоподобность аргумента, который требует, с одной стороны, чтобы крайняя точность, с которой вид А придерживается

определенного типа в мельчайших деталях своего окраса и рисунка, была приписана защитной приспособленности этих деталей, а с другой стороны, чтобы обильная изменчивость вида В была приписана той же детерминации. Если для А абсолютно необходимо соответствовать одному типу, как получается, что В может варьироваться примерно в двадцати различных формах, любые две из которых отличаются друг от друга больше, чем обычные виды многих других родов? Единственный ответ, который я могу себе представить, - это предположение, что *может* существовать какое-то обстоятельство, которое дифференцирует различные классы случаев, что потребности фиксированного вида *могут* отличаться от потребностей переменного. Те, кто апеллирует к невежеству, возможно, не всегда осознают, к чему может привести такой ход рассуждений. Если здесь допустим тот же аргумент, это привело бы нас к предположению, что, поскольку кроты-альбиносы в течение неопределенного периода времени встречались на определенной территории близ Бата, в почве или в условиях жизни близ Бата может быть что-то такое, что требует определенной доли альбиносов в популяции кротов. Или, опять же, поскольку бабочка *Thais rumina* в одном населенном пункте, Динь, на юге Франции, имеет определенный процент особей разновидности *Honoratii* (с определенными обычно желтыми пятнами на заднем крыле, окрашенными в ярко-красный цвет) и нигде больше на всем протяжении своего распространения, мы можем предположить, что в условиях жизни в Динь есть некоторые различия, которые делают сохранение *Honoratii* там возможным и полезным.

Полиморфизм, параллельный полиморфизму изменчивых мотыльков, обеспечивается брачным оперением ерша, самца *Machetes pugnax*. Разнообразие оперения, которое демонстрируют эти петухи, таково, что утверждение о том, что нельзя найти двух одинаковых, является лишь незначительным преувеличением. Ньютон замечает[16] "едва ли можно сомневаться в том, что все это замечательное "шоу" является следствием полигамных привычек ершей"; но даже если допустить, что большая внешняя дифференциация петухов может быть результатом полового отбора, проблема их *полиморфизма* остается нерешенной, поскольку, как нам хорошо известно, полигамия обычно не ассоциируется с полиморфизмом самца. Черный петух (*Tetrao tetrix*), например, такой же полигамный, как ерш, но в этом и бесчисленном множестве других случаев оба пола придерживаются одного типа оперения.

Когда мы, таким образом, сравниваем полиморфизм одного вида с устойчивостью другого и пытаемся определить причины, приведшие к этим необычным контрастам, перед нами открываются две различные линии аргументации. Мы можем приписать это различие либо причинам, внешним по отношению к организмам, в первую очередь, то есть различию в требованиях Адаптации при Естественном отборе; или, с другой стороны, мы можем представить это различие как обусловленное врожденными различиями в химическом и физиологическом строении фиксированных и изменчивых особей соответственно. Несомненно, в обеих концепциях есть доля истины. Если бы крот был физиологически неспособен произвести альбиноса, эта разновидность не появилась бы на свет, а если бы альбинос был полностью неспособен зарабатывать себе на жизнь, он не смог бы держаться самостоятельно. Если бы *Plotheia frontalis* была сконструирована по химическому плану, не допускающему вариаций, бесчисленные разновидности не были бы получены; и если бы одна из ее разновидностей имела ошеломляющий успех, несоизмеримый с успехом остальных, тогда вид вскоре снова стал бы мономорфным. Мы не можем утверждать, что естественный отбор не играет никакой роли в определении фиксированности или изменчивости; тем не менее, рассматривая всю массу фактов, которые дает изучение частоты изменчивости, я склоняюсь к

мнению, что изменчивость полиморфных форм следует рассматривать скорее как вещь терпимую, чем как элемент, непосредственно повышающий их шансы на жизнь; и, с другой стороны, на фиксированность мономорфных форм следует смотреть не столько как на доказательство того, что естественный отбор контролирует их с большей строгостью, но скорее как на свидетельство естественной и внутренней стабильности химического строения.

Сравните состояние такой изменчивой формы, как самец ерша (или, в меньшей степени, красного куропатки обоих полов), с состоянием обыкновенного фазана, которое относительно постоянно. У фазана, несомненно, происходят вариации, как и у других диких птиц, но, если не считать последствий смешения, вид, несомненно, однороден. Можно ли всерьез предполагать, что мы должны рассматривать постоянство оперения фазана в этой стране как зависящее от особой приспособленности этого типа окраски? Даже если фазан не является чужеродным видом в Западной Европе, он, безусловно, охранялся на протяжении веков и в течение значительного периода существовал в состоянии полудомашнивания. Такие условия должны давать хорошую возможность для развития полиморфизма. У некоторых кроющих птиц, конечно, возникают и сохраняются различные аберрации, однако ничто не указывает на общее ослабление фиксированности конкретного вида, и фазан остается по существу фиксированным видом.^[17] Обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus*) даже не проявляет той склонности к формированию местных рас, которая проявляется у видов Дальней Индии. Не находимся ли мы тогда на более безопасной почве, рассматривая постоянство нашего вида как свойство, присущее его собственной природе и строению? Точно так же, как за века одомашнивания ни одна роза никогда не давала голубой разновидности, так и фазан никогда не проявлял полиморфизма Ерша.

Как только осознается, в какой степени явления изменчивости и стабильности должны быть показателем внутреннего строения организмов, а не просто следствием их отношений с внешним миром, такие явления приобретают новое и более глубокое значение.

ГЛАВА II

Меристические явления

Двадцать лет назад при описании фактов Изменчивости были необходимы аргументы, чтобы показать, что эти явления имеют особую ценность в таких науках, как зоология и ботаника. Это значение в настоящее время повсеместно понято и оценено. Однако, несмотря на общее внимание, уделяемое изучению вариаций, и накопление материала, имеющего отношение к проблеме, удовлетворительная или поисковая классификация явлений невозможна. Причина этой неудачи заключается в том, что настоящая классификация должна предполагать знание химии и физики живых существ, которые в настоящее время совершенно недоступны нам.

Однако становится вероятным, что если мы хотим получить больше знаний о химической и физической структуре организмов, ключ к разгадке будет найден через генетику, и, таким образом, даже при нескоординированном накоплении фактов изменчивости мы предоставляем средства анализа, применимые не только к ним, но и к проблемам нормальности.

Единственная классификация, которую мы пока можем с какой-либо уверенностью установить среди явлений Вариации, - это та, которая, с одной стороны, отличает вариации в процессах деления от вариаций в природе разделяемых веществ.

Различия в процессах деления чаще всего проявляются в изменении количества частей, и поэтому их называют *меристическими* вариациями, в то время как об изменениях в фактическом составе материала говорят как о *существенных* вариациях. Меристические вариации образуют в целом естественную и довольно четко очерченную группу, но существенные вариации, очевидно, представляют собой гетерогенную совокупность.

Хотя это различие не простирается очень далеко, оно полезно и, по всей вероятности, фундаментально. Это ценно, поскольку выдвигает на первый план особую роль, которую процесс разделения или, в более общем смысле, повторения частей играет в строении форм живых существ.

То, что между меристическими и субстантивными явлениями может существовать реальная независимость, очевидно как из того факта, что меристические изменения могут происходить без существенных изменений, так и из того факта, что вещества, составляющие организм, могут изменяться без каких-либо заметных изменений в его меристической структуре. Когда различие между этими двумя классами явлений будет осознано, станет понятно, что изучение генетики имеет, с одной стороны, физический или, возможно, более строго, механический аспект, который относится к способу разделения и распределения материала; а также химический аспект, который относится к строению самих материалов. Примерно так же, как философы семнадцатого и восемнадцатого веков ждали как химического, так и механического открытия, которое должно было послужить ключом к проблемам неорганической материи, биологи ждали двух ключей к разгадке. В менделевском анализе мы имеем сейчас, это правда, нечто сравнимое с ключом к химии, но все еще мало шансов проникнуть во мрак, который окутывает механический аспект наших явлений. Чтобы прояснить применение терминов "химический" и "механический" к проблеме генетики, необходимо более полно описать природу этой проблемы. В своей наиболее конкретной форме эта проблема выражается в вопросе о том, как делится клетка? Если организм одноклеточный, а отдельная клетка представляет собой все тело, то процесс наследственности завершается единственной операцией клеточного деления. Точно так же у животных и растений, тела которых состоят из множества клеток, весь процесс наследственности осуществляется в клеточных делениях, посредством которых образуются зародышевые клетки. Следовательно, когда мы видим делящуюся клетку, мы являемся свидетелями процесса, посредством которого определяются форма и свойства дочерних клеток.

Теперь у этого процесса есть два аспекта, которые я назвал механическим и химическим. Термин "*Entwicklungsmechanik*" познакомил нас с применением слова "механика" к этим процессам, но при размышлении будет видно, что этот всеобъемлющий термин включает два вида событий, которые иногда легко различимы. Существует событие, посредством которого клетка *делится*, и событие, посредством которого две половины или их потомки *дифференцируются* или могут быть дифференцированы. Общеизвестно, что при некоторых клеточных делениях могут образоваться две похожие половины, неотличимые по внешнему виду, свойствам и последующей судьбе, в то время как при других делениях формируются дочерние клетки с различными свойствами и способностями. Мы не можем себе представить,

что в первом случае, когда образующиеся клетки идентичны, деление представляет собой механический процесс, посредством которого материнская клетка просто разрезается надвое; в то время как для того, чтобы могли образоваться дивергенцированные половинки, должно произойти какое-то событие, посредством которого осуществляется химическое различие между двумя половинами.^[1] В любом обычном менделевском случае у нас есть четкое доказательство того, что такое химическое различие может быть установлено между зародышевыми клетками. Факты наследования цвета, например, доказывают, что могут образовываться зародышевые клетки, в остальном идентичные, *обладающие* хромогенным фактором, который необходим для формирования окраски цветков, или *лишенные* этого фактора. Точно так же зародышевые клетки могут обладать ферментом, который благодаря своему действию на хромогенное вещество придает окраску, или они могут быть лишены этого фермента. Одна и та же аргументация применима к большому числу случаев. Тем не менее, хотя различия в химических свойствах часто обусловлены делением клеток, и хотя мы, таким образом, можем провести квазихимический анализ индивидуума путем определения и перечисления этих свойств, все же очевидно, что распределение этих факторов само по себе не является химическим процессом. Это доказывается тем фактом, что подобные деления могут происходить между половинками, которые совершенно одинаковы, а также тем фактом, что количество, в котором образуются различные типы зародышевых клеток, отрицает любое предположение о валентности между ними. Признание единичных факторов может привести — действительно, должно привести — к большим достижениям в химической физиологии, которые без этого ключа были бы невозможны, но с точки зрения причинности химические явления наследственности должны рассматриваться как вторичные по отношению к физическим или механическим явлениям, посредством которых клетки и их составляющие разделяются. Поэтому, когда мы говорим о *существенных* явлениях наследственности, мы имеем в виду механику деления, особенно, хотя и не исключительно, как мы увидим, о *клеточном делении*; и в отношении между двумя половинами делящейся клетки проблема представлена в том, что кажется простейшей формой.

В попытке сформировать некоторое представление о процессах, посредством которых передаются характеристики тела, или — чтобы избежать этой сбивающей с толку метафоры "передачи" — о том, как происходит то, что потомство может вырасти похожим на своего родителя, непрерывность зародышевой субстанции, которая у некоторых животных является видимым явлением,^[2] оказывает, по крайней мере, видимую помощь. Например, яйцеклетка, становясь взрослой, вырабатывает в определенных частях определенный пигмент. В яйцеклетках этой взрослой особи по достижении соответствующего возраста вырабатывается тот же пигмент. У нас нет четкого представления о механизме, с помощью которого осуществляется этот процесс, но когда мы понимаем, что пигмент образуется в результате взаимодействия определенных веществ, и что, поскольку все яйца на самом деле представляют собой кусочки одного и того же материала, кажется, если мы не исследуем внимательно, вполне естественным, что несколько кусочков материала имеют одинаковую окраску в одинаковые периоды своего развития. Непрерывность материала зародышей предполагает, что существует непрерывность материалов, из которых образуется пигмент, и что, таким образом, фактическая доля этих веществ переходит в каждую яйцеклетку, готовую в соответствующий момент произвести пигмент. Изложенный таким образом аргумент применим ко всем *существенным* характеристикам. В каждом случае мы можем представить, если захотим, появление этого признака как результат вклада его зачатка из тканей зародыша.

При более критическом рассмотрении становится очевидным, что помощь, оказываемая этой ментальной картиной, весьма сомнительна в реальности, ибо даже если бы это было правдой, что любая предопределенная частица, действительно соответствующая пигментообразующим материалам, определенно передается от зародыша к зародышу, все же сила увеличения, которую ей следует приписать, остается настолько непостижимой, что тайна едва ли вообще освещена.

Однако, когда мы переходим от субстанциональных признаков к меристическим, концепция о том, что характер зависит от обладания зародышем частицей определенного материала, становится еще менее правдоподобной. Едва ли каким-либо усилием воображения мы можем увидеть какой-либо способ, с помощью которого разделение позвоночного столба на x сегменты или на y сегменты, или Медузы на 4 сегмента или на 6, может быть определено наличием или отсутствием материальной частицы. Различие, несомненно, должно быть другого порядка. Если мы вообще хотим найти физическую аналогию, нам следует скорее предположить, что эти различия в количестве сегментов соответствовали изменениям амплитуды или числа разделяющих волн, чем каким-либо изменениям в разделяемом веществе.

Феномены разделения

Я сказал, что при делении клетки мы, по-видимому, видим проблему в ее простейшей форме, но важно отметить, что проблема деления может быть представлена телами животных и растений в формах, которые не зависят от деления между клетками. Наличие паттерна подразумевает повторение частей, а повторение частей при разработке в изначально однородном материале может быть создано только путем разделения. Клеточное деление, вероятно, является лишь частным случаем процесса, подобного тому, посредством которого формируется структура скелета в одноклеточном организме, таком как у радиолярии или фораминифер. В последнее время предпринимались попытки применить математическую трактовку к проблемам биологии. Иногда мне казалось, что именно в геометрических явлениях жизни можно найти наиболее обнадеживающую область для внедрения математики. Если кто-нибудь сравнит узор одного из наших животных, скажем, шкуры зебры, с узорами, которые, как известно, получены чисто механическим способом, ему не понадобятся аргументы, чтобы убедить его в том, что должно быть существенное сходство между процессами, с помощью которых были изготовлены два вида узоров, и что, по крайней мере, часть анализа, применимого к механическим узорам, применима и к полосам зебры. Узоры, изготовленные механическим способом, бывают многих и очень разнообразных видов. Один из наиболее известных примеров, демонстрирующий особенно поразительные аналогии с органическими узорами, - это рябь на небе от макрели или те, что образуются на плоском песчаном пляже под действием ветра или отлива. Немного покопавшись, мы можем найти среди рябей и в других узорах, созданных простыми физическими средствами, наиболее близкие параллели ко всем явлениям полосатости, которые мы наблюдаем у наших животных. Раздвоение полос, дифференциация двух "лиц", изгибы конечностей и так далее, которые в теле, как мы знаем, являются феноменами разделения, являются общими как для механических, так и для животных моделей. Мы не можем сказать, что у зебры соответствует ветру или течению тока, но мы можем заметить, что в распределении пигментов, то есть хромогенных веществ или ферментов, которые действуют на них, возникло ритмическое нарушение, которое создало видимый нами узор; и я думаю, мы вправе сделать вывод, что при формировании узоров у животных и растений действуют

механические силы, которые должны поддаваться и, как окажется, поддаются математическому анализу. Сравнение полосчатости живого организма с рябью на песке послужит нам еще немного, поскольку рисунок может быть либо сформирован фактическими клеточными делениями, и распределение дифференцировки определяется совпадением, либо — как это заметно в пигментации многих тканей животных и растений — рисунок может быть установлен, и пигмент (например) распределен по ткани поперек клеточных делений ткани или независимо от них. Таким образом, наши ткани подобны пляжу, состоящему из разных видов песка, и на разных видах песка может быть отчетливая и взаимопроникающая рябь. Когда будет замечена существенная аналогия между этими различными классами явлений, никто не будет удивлен или не захочет признать реальность прерывности в вариациях, и если мы как никогда далеки от познания действительной причинно-следственной связи паттерна, нам не следует удивляться тому, что он может внезапно возникнуть или внезапно видоизменяться в процессе нисхождения. Биологам было проще представить эволюцию полосатого животного, такого как зебра, от одноцветного типа, такого как лошадь (или одноцветного от полосатого), как процесс, включающий множество промежуточных ступеней; но что касается *паттерна*, изменение могло быть предопределено одним событием, точно так же, как многочисленная и упорядоченная рябь на пляже может быть создана или уничтожена одним приливом.



Рис. 1. Бивень индийского слона с аномальной сегментацией.

Этот момент хорошо иллюстрируется бивнем индийского слона, который я недавно нашел в лондонском торговом зале. Этот бивень по какой-то неизвестной причине, предположительно из-за хронического воспаления, разделен на тринадцать хорошо заметных выступов, которые точно имитируют серию сегментов (рис. 1). Какой бы ни была причина, это состояние показывает, насколько легко обычно несегментированная структура может быть преобразована в серию повторяющихся частей.

Распространение сегментации по тканям, обычно несегментированным, очень четко проиллюстрировано на челюстях коньков, показанных на рис. 2. В правой части верхнего рисунка показано нормальное расположение у вида *Rhinoptera jussieui*, но структура на левой стороне сильно отличается. Вероятное соответствие нескольких рядов зубов нормальным

обозначено буквами, но очевидно, что из-за появления новых плоскостей деления, образующих отдельные центры роста, ряд был изменен. Рисунок левой стороны настолько четкий, что если бы вариация затронула и правую сторону, ни один систематик не колебался бы дать образцу новое видовое название. На двух других рисунках показаны аналогичные вариации менее обширного вида, природа которых объясняется нанесением букв на ряды зубов.

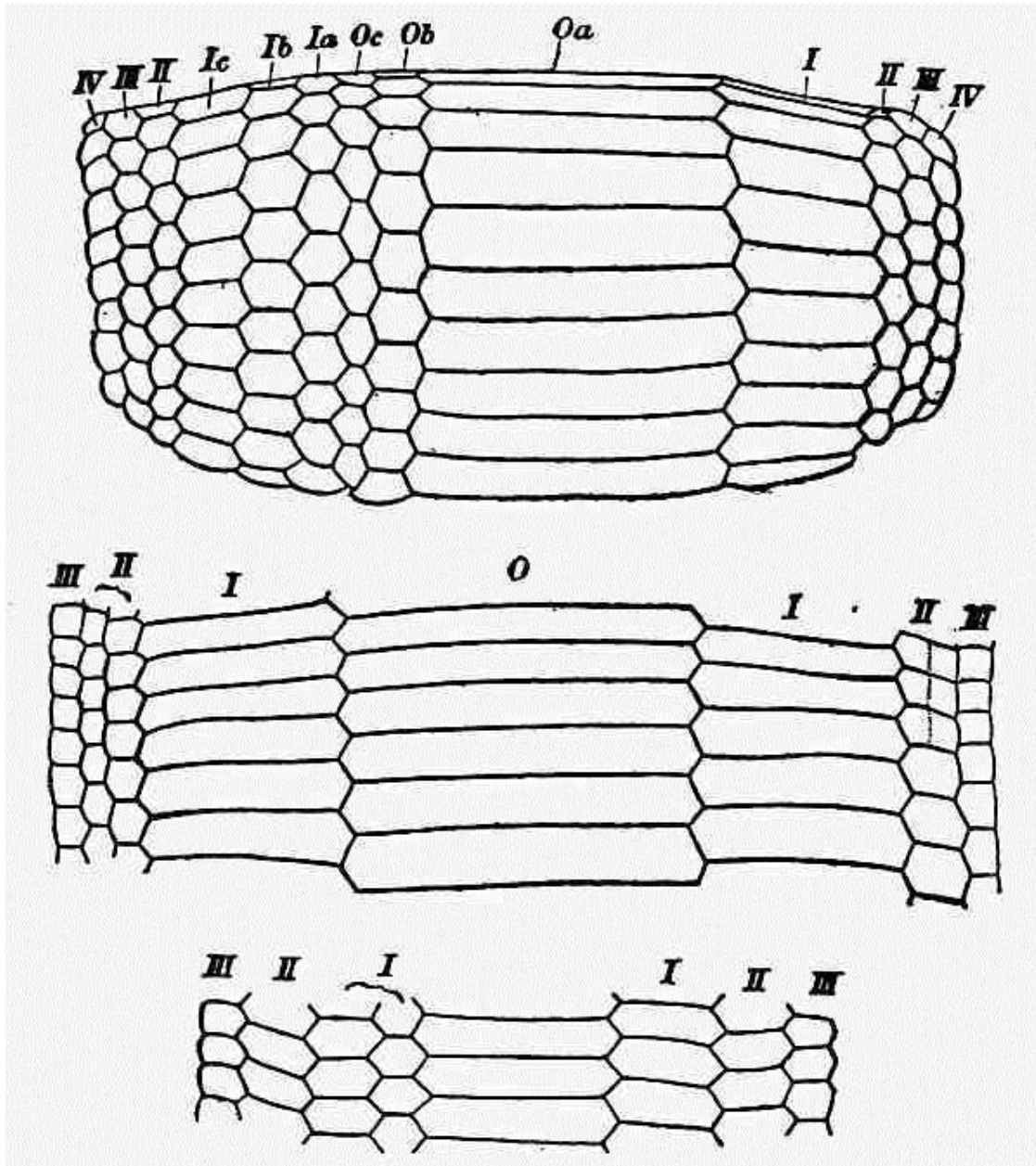


Рис. 2. Челюсти скатов (*Rhinoptera*) , демонстрирующие меристическую изменчивость.
(Подробное обсуждение см. в *Материалах по изучению вариации*, стр. 259.)

Эта способность к делению является фундаментальным атрибутом жизни, и особым примером этой способности является клеточное деление. В отношении почти всех основных жизненных явлений мы можем с уверенностью сказать, что наука достигла определенного прогресса. Если я упоминаю дыхание, обмен веществ, пищеварение, каждое из этих слов вызывает в памяти нечто большее, чем простое утверждение о том, что такие действия совершаются животным

или растением. Каждый из них олицетворяет множество успешных экспериментов и исследований, но выражение "клеточное деление", фундаментальный акт, который характеризует все остальные и от которого все они зависят, остается голым названием. Мы можем видеть в микроскоп внешние симптомы деления, но у нас нет никаких предположений относительно природы процесса, посредством которого начинается или завершается деление. Я не знаю ничего, что могло бы для человека, хорошо знакомого с научными знаниями и методами, привести к столь яркому осознанию нашего незнания природы жизни, как тайна клеточного деления. Что такое живое существо? Лучший ответ в нескольких словах, который я знаю, - это тот, который мой старый учитель Майкл Фостер давал в своих лекциях по введению в биологию. "Живое существо - это вихрь химических и молекулярных изменений". Это описание дает многое, если не все, что составляет суть жизни. Живое существо отличается от обычной материи тем фактом, что через него всегда проходит материя. Материя необходима для этого; но при условии, что притоку и оттоку не препятствуют, жизненный процесс может продолжаться, насколько нам известно, бесконечно. Однако живой "вихрь" отличается от всех других тем фактом, что он может разделять и выбрасывать другие "вихри", через которые снова непрерывно циркулирует материя.

Возможно, мы можем продолжить параллель еще на шаг. Простой вихрь, подобный кольцу дыма, если спроецировать его соответствующим образом, закрутится и сформирует два кольца. Если бы каждая петля по мере ее образования могла расти, а затем снова скручиваться, образуя новые петли, у нас была бы модель, представляющая несколько существенных особенностей живых существ.

Именно эта способность к спонтанному разделению наиболее резко отличает живое от неживого. В превосходной книге, посвященной проблемам развития, недавно опубликованной мистером Дженкинсоном, особый акцент очень правильно сделан на различии между процессами деления и процессами дифференциации. Слишком часто при обсуждении процессов развития различие затушевывается. Он рассматривает дифференцировку как "центральную трудность". "Рост и деление ядра и клеток, - говорит он нам, - это побочные вопросы. Эта точка зрения вполне оправданна, но я подозреваю, что деление является центральной трудностью, и что если бы мы могли получить объяснение того, что происходит при клеточном делении, мы бы вскоре получили ключ к разгадке природы дифференцировки. Возможно, это самообман, но я не считаю невозможным сформулировать какую-то гипотезу относительно способа дифференциации, но ни в каком настроении самых свободных спекуляций мы никогда не сможем сформулировать предположение относительно природы деления. Мы видим дифференцировки, происходящие в ходе химического воздействия, в некоторых явлениях вибрации и так далее: но где мы видим что-либо подобное спонтанному делению живой клетки? Возбудите электроскоп с золотыми листьями, и они отделятся, но мы знаем, что это потому, что раньше они были двойными. При электролизе различные вещества отделяются на положительном и отрицательном полюсах соответственно. Теперь, если бы при клеточном делении две дочерние клетки всегда были непохожими - то есть если бы дифференцировка происходила всегда, — мы могли бы провести некоторое грубое сравнение с такими диссоциациями. Но мы знаем, что различие между дочерними клетками не является существенным. При размножении одноклеточных организмов и во многих других случаях продукты, образующиеся на двух полюсах, насколько мы можем судить, идентичны. Любое предположение об обратном, если бы мы были склонны его сделать, привело бы нас к еще более серьезным трудностям. Во всяком случае, следовательно, если дифференциация

действительно является центральной трудностью в развитии, то именно разделение является существенной проблемой наследственности.

Сэр Джордж Дарвин и профессор Джинс говорят нам, что "гравитационная нестабильность", возникающая в результате конденсации газов, является "основным действующим фактором в реальной эволюции Вселенной", которая привела к разделению небесных тел. Величайшим достижением в биологии, которое я могу себе представить, было бы открытие природы нестабильности, которая приводит к непрерывному делению клетки. Когда я смотрю на делящуюся клетку, я чувствую то же, что мог бы почувствовать астроном, если бы он наблюдал образование двойной звезды: что передо мной происходит первоначальный акт творения. Каким бы загадочным ни казалось это явление, я не лишен надежды, что, если бы его изучали ради него самого, отделив от осложнений, которые затемняют его, когда рассматривают как простой эпизод в развитии, можно было бы найти какой-то намек на природу разделения. Боюсь, это проблема скорее для физика, чем для биолога. Возможно, это мнение не очень популярно высказывать перед собранием биологов, но, глядя на правду беспристрастно, я подозреваю, что, когда, наконец, умы с первоклассными аналитическими способностями будут привлечены к биологическим проблемам, будет достигнут некоторый прогресс того рода, которого мы ожидаем.

Изучение феноменов телесной симметрии предлагает, пожалуй, наиболее обнадеживающую точку атаки. Существенным фактом размножения является клеточное деление, а существенной основой наследственного сходства является симметрия клеточного деления. Феномен двойникования убедительно демонстрирует, что это так. Под двойничеством мы подразумеваем производство эквивалентных структур путем разделения. Этот процесс может затрагивать все тело животного или растения или определенные его части. Обычно используемый термин близнец относится к одновременному рождению двух особей. Натуралисты знают, что такие близнецы бывают двух видов: (1) близнецы, которые похожи не больше, чем любые другие два члена одной семьи, и (2) близнецы, которые настолько похожи, что даже близкие друзья путают их. Эти последние близнецы, за исключением художественной литературы, всегда одного пола.

Вряд ли мне нужно повторять доказательства, из которых был сделан вывод, что, без сомнения, такие близнецы возникают в результате деления одной и той же оплодотворенной яйцеклетки. Существует совершенная серия градаций, соединяющих их с различными формами двойных монстров, объединенных гомологичными частями. Несколько раз было показано, что они заключены в один и тот же хорион, и доказательства экспериментальной эмбриологии показывают, что у нескольких животных путем разделения двух первых полушарий делящейся яйцеклетки могут быть произведены близнецы. Наконец, недавно мы получили чрезвычайно интересную демонстрацию Леба, на которую я могу особо сослаться. Хербст несколько лет назад обнаружил, что в морской воде, из которой были удалены все соли извести, сегменты живой яйцеклетки распадаются по мере их формирования. Используя этот метод, Леб показал, что временное погружение в морскую воду без извести может привести к появлению 90 процентов близнецов. двойня. Поэтому мы можем с уверенностью рассматривать гомологичных или "идентичных" близнецов как результат деления одной оплодотворенной яйцеклетки, в то время как неидентичные или, как их еще называют, "разнояйцевые" близнецы возникают в результате оплодотворения двух отдельных яйцеклеток.[\[3\]](#)

В сходстве однояйцевых близнецов мы имеем крайний случай наследственного сходства[4] и доказательство, если таковое было необходимо, что причину индивидуальных вариаций следует искать в дифференцировке зародышевых клеток. Сходство однояйцевых близнецов зависит от двух обстоятельств: во-первых, поскольку в их производстве принимают участие только две зародышевые клетки, различие между зародышевыми клетками одного и того же индивидуума не может повлиять на них. Во-вторых, деление оплодотворенной яйцеклетки, процесс, в результате которого их стало две вместо одной, должно было быть симметричным делением. Однако структура близнецов порождает одну чрезвычайно существенную трудность, которую мы пока никак не можем объяснить. Сходство между близнецами - это феномен симметрии, подобный сходству между двумя сторонами двусторонне симметричного тела. Таким образом легко интерпретируется не только общее сходство, но мы также знаем, что у двойных монстров, а именно неразделенных близнецов, различные анатомические аномалии, проявляющиеся в одной половине тела, часто проявляются и в другой половине.[5] Эти две системы принадлежат одной системе симметрии. Как же тогда получается, что в теле одного из пары близнецов не наблюдается транспозиции внутренних органов? Мы знаем, что соотношение правого и левого предполагает, что одно должно быть зеркальным отражением другого. Такое соотношение образов может сохраняться даже в мельчайших деталях. Например, если один и тот же рисунок отпечатка пальца нанесен пальцами двух рук, то один является обратной стороной другого. У двойных монстров, а именно неразделенных близнецов, есть свидетельства того, что выворот внутренних органов действительно происходит с некоторой частотой. Доказательства из таких случаев не так ясны и просты, как можно было бы ожидать, потому что на самом деле сердце и желудок, от которых в основном зависит асимметрия внутренних органов, обычно являются общими для двух органов. Двумличие обычно поражает либо только передний конец, либо только задний конец. Деление обычно происходит *от сердца вперед*, давая две головы и две пары передних конечностей на общем туловище, или *от сердца назад*, давая две пары задних конечностей с общей передней частью тела. В любом случае, хотя тела могут быть сгруппированы в общей системе симметрии, невозможно доказать, что ни одно из них не демонстрирует определенного обращения частей вспять. Чтобы увидеть это обратное изменение, необходимо обратиться к более экстремальным дубликатам, таким как знаменитые сиамские близнецы. На самом деле они были прекрасным примером утверждения, что близнецы связаны как зеркальные отражения, поскольку у обоих было по одиннадцать пар ребер вместо обычных двенадцати, а у одного из них был частичный выверт внутренних органов.[6] (Küchenmeister, *Verlagerung* др., стр. 204.)

Если бы кто-нибудь мог показать, почему ни у одного из близнецов не происходит транспозиции внутренних органов, вся тайна деления, я полагаю, была бы значительно прояснена.[7] В настоящее время мы должны просто принять тот факт, что близнецы, в силу их отчужденности друг от друга, обладают способностью восстанавливать полярность, присущую любому нормальному человеку. Тем не менее, я с большим интересом прочитал недавнее наблюдение Уайлдера[8] что иногда у однояйцевых близнецов отпечаток одного или обоих указательных пальцев может быть перевернут, показывая, что, в конце концов, есть доля истины в представлении о том, что у них должно происходить переворачивание.

Есть еще один феномен близнецов, который, если бы мы могли его понять, мог бы помочь. Я имею в виду фри-Мартина, героя одного из шедевров анатомического описания Джона Хантера. У крупного рогатого скота рождение близнецов встречается редко, и когда рождаются близнецы противоположного пола, самец совершенен и нормален, но репродуктивные органы

самки деформированы и стерильны, что известно как фри-мартин. То же самое иногда происходит у овец, что позволяет предположить, что у овец также могут образоваться близнецы в результате деления одной яйцеклетки; ибо невозможно предположить, что простое развитие при соседстве может вызвать изменение такого характера. Я упоминаю о фри-мартине, потому что он поднимает вопрос, представляющий всепоглощающий интерес. Вполне возможно, что мы должны интерпретировать это как феномен гинандроморфизма, который иногда наблюдается у насекомых, а также у птиц как большую редкость. У гинандроморфа одна сторона тела мужская, другая женская. Например, снегирь был описан с резкой линией разделения вдоль грудки между красными перьями петуха с одной стороны и коричневыми перьями курицы с другой. (Полл, Х., *СБ. Гес. нац. фр.*, Берлин, 1909, стр. 338.) В таких случаях ни одна из сторон не является сексуально совершенной. Если бы половинки такого гинандроморфа разошлись, возможно, один из них был бы фрименом.

Поведение гомологичного двойникового в наследственности мало изучено. Это не существует в качестве нормального признака ни у одного животного, которое поддается эксперименту, и мы не можем с уверенностью утверждать, что сравнимое явление существует у растений; поскольку у них — например, у апельсина — полиэмбриония, очевидно, может быть вызвана партеногенетическим развитием нуцеллярной ткани. Вполне возможно, что у Мужчин близнецовый союз обусловлен особенностью матери, а не отца. Это может передаваться от матери к дочери, и не редко это происходит, но может ли это передаваться через мужское поколение к дочери снова, нет достаточных доказательств, чтобы показать. Факты, насколько это возможно, согласуются с выводом, который можно сделать из эксперимента Леба, о том, что образование двойников у оплодотворенной яйцеклетки может определяться не зародышевыми клетками, которые объединились, чтобы сформировать ее, а средой, в которой она начинает развиваться. Мнение о том, что близнецовое происхождение может передаваться непосредственно от мужчины, недавно было высказано доктором Дж. Оливером в "*Обзоре евгеники*" (1912) на основании свидетельств случаев, когда близнецы возникали у родственников отцов близнецов, но я не знаю ни о какой всеобъемлющей подборке свидетельств, относящихся к этому предмету.

Помимо двойничества всего тела, может иметь место сравнимое дублирование различных частей одного и того же тела. Такое деление особенно затрагивает те органы, которые имеют ось двусторонней симметрии, такие как большой палец, семядоль, срединный лепесток, ветвь папоротника или анальный плавник рыбы. Из того немногого, что пока известно, ясно, что генетический анализ этих состояний должен быть очень сложным, но доказательства любого рода, касающиеся их, будут ценными. Мы особенно хотим знать, происходят ли эти разделения из-за *добавления* какого-либо фактора или силы, которые позволяют части делиться, или же разделение является результатом *отсутствия* чего-то, что в нормальном теле предотвращает деление части. Эксперименты по размножению, насколько они возможны, предполагают, что менее разделенное состояние обычно доминирует над более разделенным.^[9] Двуклеточный плод томата является доминирующим среди многоклеточных. Хвост мэнской кошки с его подавлением хвостовой сегментации является частичным доминантом над нормальным хвостом. Хвост домашней птицы в так называемом "бесформенном" состоянии, по крайней мере, внешне, сравним с хвостом мэнской кошки, и хотя доказательства не совсем последовательны, Дэвенпорт получил факты, указывающие на то, что такое подавленное состояние хвостовых позвонков является несовершенной доминантой.^[10]

Некоторые доказательства также могут быть получены из других примеров различий, которые на первый взгляд кажутся существенными, хотя по своей конечной природе они, скорее всего, меристичны. Показательным примером является различие между нормальной и "ангорской" шерстью Кролика. Едва ли можно сомневаться в том, что одно из существенных различий между этими двумя типами заключается в том, что в ангорской шерсти волосяные фолликулы более мелко разделены, чем в нормальной шерсти, и мы знаем, что нормальное, или менее разделенное, состояние является доминирующим для ангорской шерсти, или более мелко разделенных.

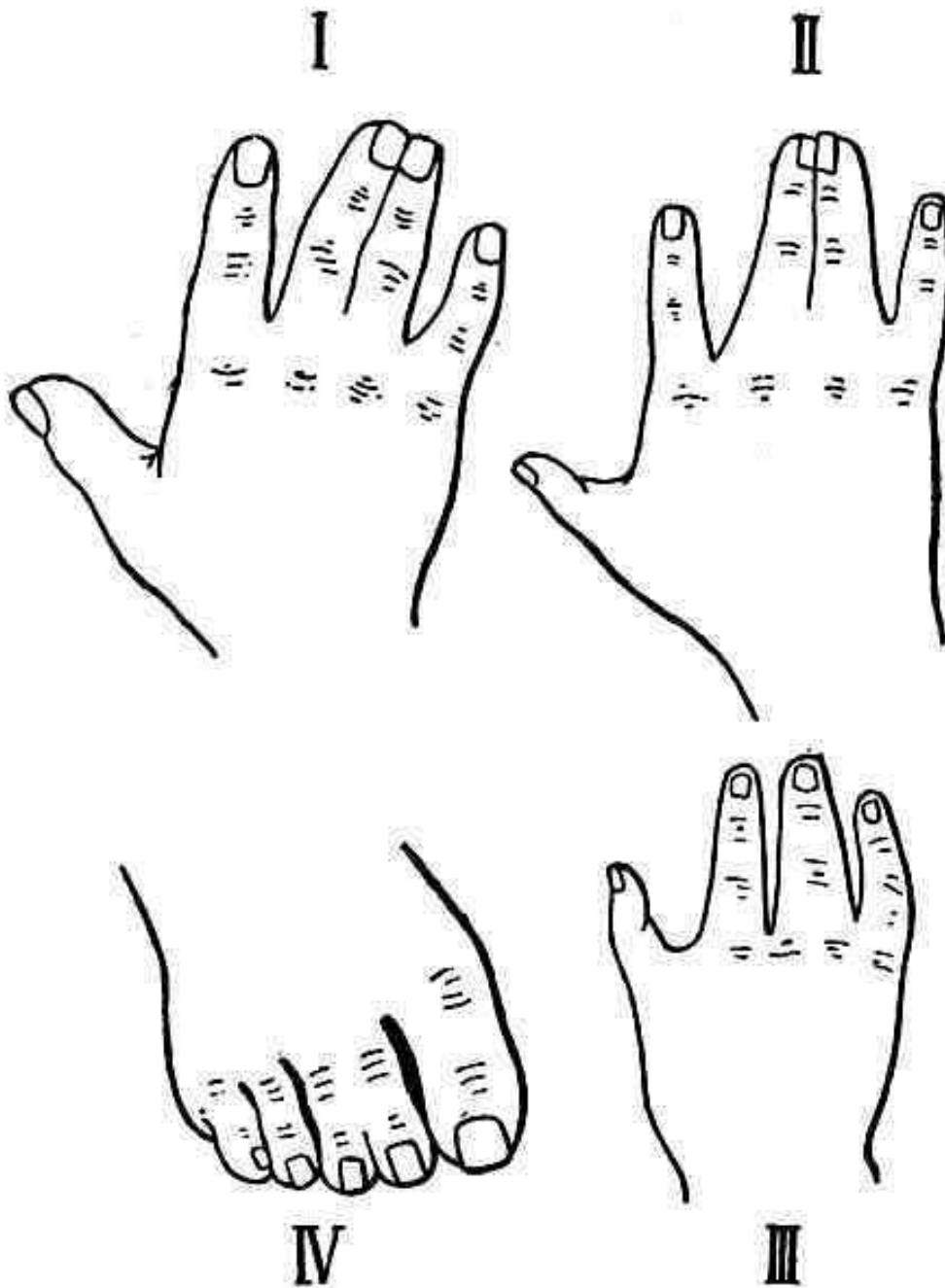


Рис. 3. *I, II, III*, различные степени синдактилии, поражающие среднюю и кольцевидную мышцы кисти; *IV*, синдактилия, поражающая указательный и средний пальцы стопы. (После Аннандейла.)

В случае свиней с твердыми копытами или "мул-ногами" доказательства показывают, как недавно указал Спиллман, [11], что заболевание ведет себя как доминирующее. Существенной особенностью этой аномалии является то, что цифры III и IV частично объединены. Объединение является наибольшим по периферии. Иногда только третьи фаланги соединяются, образуя одну кость, но вторая и даже первая фаланги также могут быть соединены вместе. Здесь вариация, очевидно, меристическая и заключается в неспособности к делению, при этом нарушается нормальное разделение средних пальцев стопы.

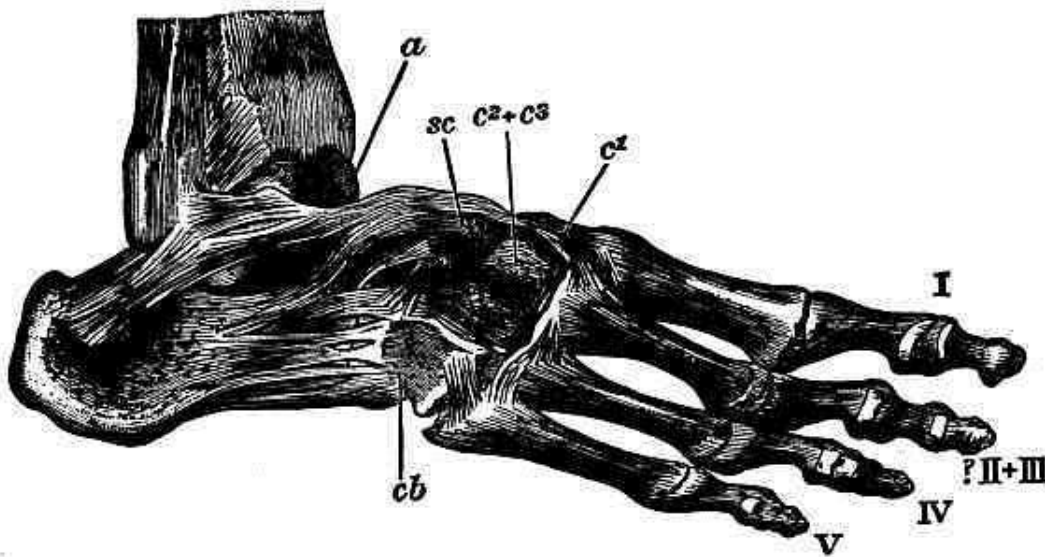


Рис. 4. Случай полной синдактилии стопы. *II* и *III*, цифры, по-видимому, обозначающие индекс и середину. $c^2 + c^3$, кость, по-видимому, представляющая среднюю и внешнюю клинопись; *cb*, кубовидная; c^1 , внутренняя клинопись. (Вслед за Грубером.)

Перепонки между пальцами, по крайней мере в некоторых из своих проявлений, представляют собой вариации аналогичной природы. Семейство, зарегистрированное Newsholme [12] очень четко демонстрирует преобладание этого состояния. Этот случай представляет большой интерес с морфологической точки зрения и, несомненно, должен иметь отношение к проблемам механики Деления. Обсуждая феномен синдактилизма, я несколько лет назад указал, что на человеческой руке чаще всего соединяются III и IV пальцы, в то время как на стопе соединение чаще всего происходит между II и III. [13] В семье Ньюсхолмов соединение всегда было между II и III пальцами стопы, за исключением случая с одним мужчиной, у которого были перепончатые только III и IV пальцы правой руки. Не может быть никаких сомнений в том, что геометрическая система, по которой спланирована стопа, имеет ось симметрии, проходящую между пальцами II и III, в то время как соответствующая ось на руке проходит между III и IV. Следовательно, объединение между такими цифрами можно рассматривать как сопоставимое с любым неразделением или "срастанием" боковых структур в средней линии, и когда, как в этих примерах, показано, что такое условие является доминирующим, мы не можем

избежать вывода о том, что какой-то конкретный фактор обладает способностью подавлять это разделение. Рис. 3 и 4 иллюстрируют степени соединения пальцев на руке и стопе человека.

Не подлежит сомнению, что существуют различные другие формы неправильной перепонки и сращения пальцев, и о генетическом поведении этих клеток пока практически ничего не известно. Такой случай описан Уокером, [14], в котором первая и вторая пястные кости обеих стоп были сросшимися у матери и дочери, и еще несколько встречаются в литературе. По контрасту с этими явлениями мы имеем любопытный факт, что у голубя Стейплс-Браун обнаружил, что перепонки на пальцах ног имеют *рецессивный* признак. Таким образом, возникает вопрос, имеет ли эта перепонка ту же природу, что и та, которая, как было показано, является доминантой у Человека, и действительно ли это явление у голубей вообще является меристическим. Между этими двумя состояниями есть некоторая заметная разница; ибо у человека не столько развита особая паутинообразная кожа, объединяющая пальцы, сколько отсутствует надлежащее разделение между самими пальцами, и в крайних случаях две цифры могут быть представлены одной. Мне неизвестно, чтобы у голубя когда-либо наблюдалось настоящее сращение такого рода, и хотя паутинообразная кожа может простираться по всей длине пальцев и быть настолько узкой, что препятствует раздвиганию пальцев, я думаю, можно утверждать, что единство пальцев не нарушается. В настоящее время природа этого изменения в лапках голубя должна рассматриваться как сомнительная, и мы должны отметить, что если это действительно пример того, как более совершенное деление является доминирующим по отношению к менее совершенному делению, то данный случай является заметным исключением из общего правила, согласно которому недифференцированность является доминирующей по отношению к делению.

Необходимо также упомянуть о феномене фасциации стеблей растений. Как показал Мендель в случае с *Мочой*, это заболевание часто является рецессивным. Внешний вид предполагает, что разница между нормальным и фасциозным растением состоит в неспособности фасциозного растения отделять свои боковые ветви. Природа этого состояния, однако, очень неясна, и столь же вероятно, что некоторое увеличение точки роста является существенным явлением. [15]

Интересные эксперименты Стокарда [16] иллюстрируют этот вопрос. Он показал, что при обработке эмбрионов рыбы (*Fundulus heteroclitus*) разбавленным раствором солей магния часто получались различные циклопические уродства. Эти случаи были названы случаями *слияния* зрительных пузырьков. Я бы предпочел рассматривать их как случаи разделения, подавленного или ограниченного контролем окружающей среды. И наоборот, великопное открытие Леба о том, что неоплодотворенная яйцеклетка будет делиться и развиваться партеногенетически без оплодотворения в результате воздействия различных сред, может быть истолковано как предположение о том, что действие этих сред высвобождает штаммы, уже присутствующие в яйцеклетке, хотя я допускаю, что интерпретация, основанная на обратной гипотезе, что среда действует как стимул, пока ни в коем случае не исключена.

В этих случаях мы ближе всего подходим к прямой причинно-следственной связи или прямому подавлению деления, но значение доказательств по-прежнему неоднозначно. Я склонен сравнивать партеногенез Леба с развитием (и, конечно, сопутствующим клеточным делением) спящих почек на срезанных стеблях.

Интересно отметить, что иногда в качестве ненормальности способность к разделению выходит из-под контроля и протекает, по-видимому, неконтролируемо. Замечательный пример этого

состояния наблюдается у бегонии "филломаниака", которая распускается на почки в любой точке стебля, черешков или листьев, причем каждая почка, как и другие почки, обладает способностью превращаться в новое растение, если ее удалить. Мы бы многое отдали, чтобы узнать генетические свойства *B. phyllomaniaca*, и совместно с мистером У. О. Бэкхаусом я в течение некоторого времени экспериментировал с этим растением. Он оказался полностью стерильным. Его собственные пыльники не производят пыльцы, и все попытки оплодотворить его другими видами потерпели неудачу, хотя была опробована пыльца большого количества форм.

Однако недавно нам удалось создать растения, которые во всех отношениях являются *Begonia phyllomaniaca*, что касается характеристик стеблей и листьев. Эти растения, которых у нас шестнадцать, были получены путем удобрения *B. heracleifolia* *B. polyantha*. Все они начинают проявлять "филломанию". Пока что они не зацвели, но поскольку они во всех деталях совпадают с *phyllomaniaca*, не может быть никаких сомнений в том, что первоначальное растение, носящее это название, было гибридом, полученным аналогичным образом. Производство "филломании" на гибридной бегонии также ранее было зафиксировано Дюшартре.^[17] В данном случае было произведено скрещивание *B. incarnata* и *lucida*. Синонимия последнего вида, к сожалению, неясна, и мне не удалось повторить эксперимент.

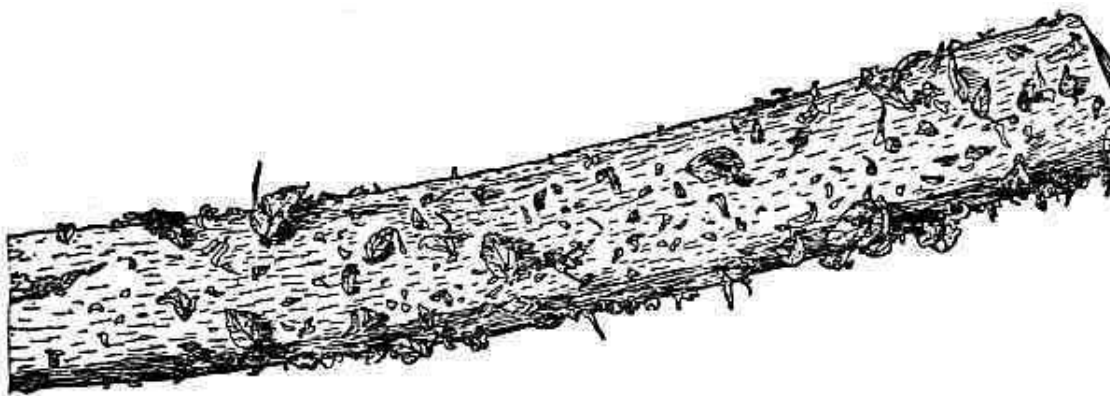


Рис. 5. Кусочек черешка бегонии филломанской. Ближний конец находится справа от рисунка.

Исходя из этих фактов, представляется практически несомненным, что данное состояние обусловлено совокупностью взаимодополняющих факторов. На первый взгляд мы можем склониться к мысли, что филломания каким-то образом связана с бесплодием. Однако это нельзя утверждать всерьез; ибо не только стерильность растений обычно не ассоциируется с подобными проявлениями, но мы знаем бегонию под названием "Вильгельма", которая в точности является филломанкой и в равной степени стерильной, хотя в ней нет и следа филломании. Это растение возникло в питомниках М. П. Брюана из Пуатье и обычно описывается как рассада филломаниака, но из-за полной стерильности этой формы это описание ее происхождения следует отложить.

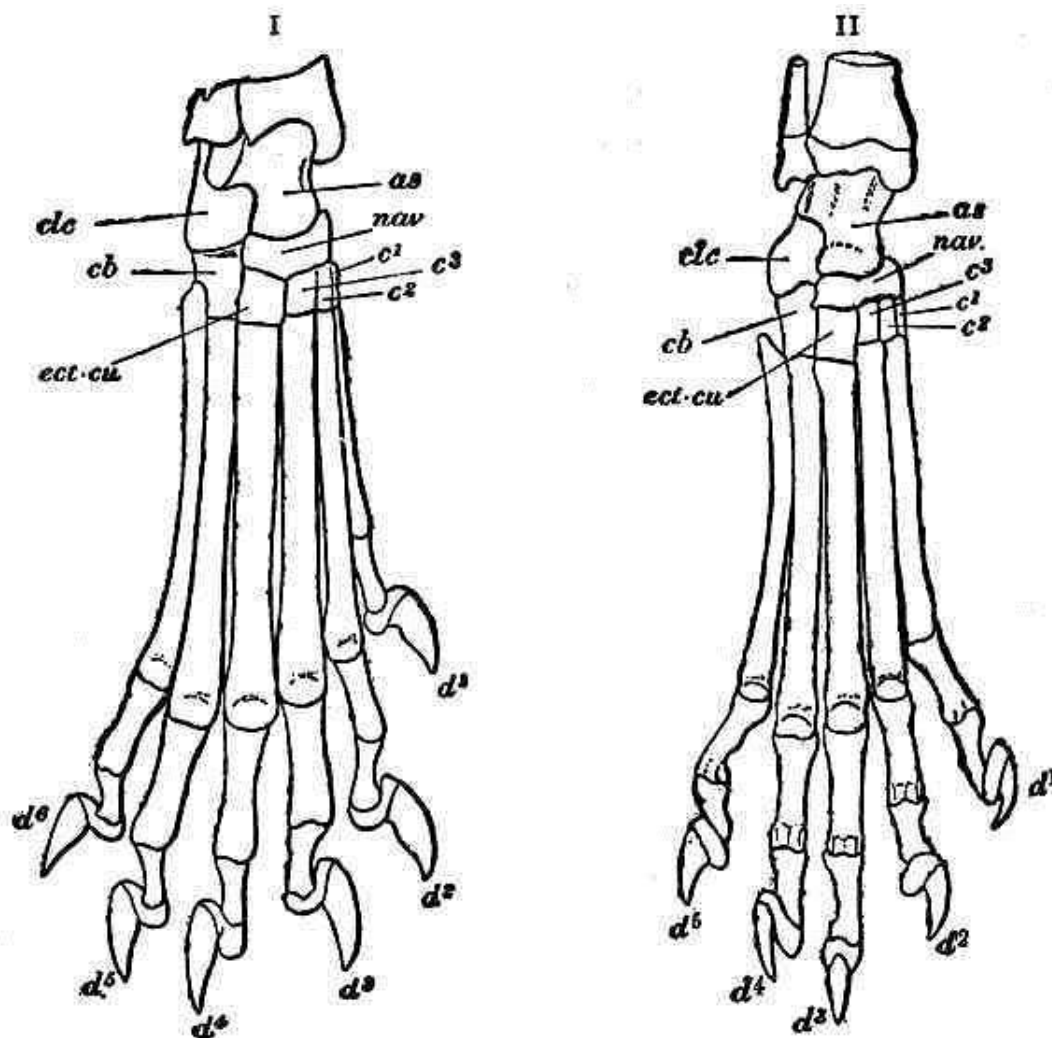


Рис. 6. Две правые задние лапы полидактильных кошек. II показывает наименьшее из когда-либо зарегистрированных проявлений заболевания. Большой палец, d^1 , обозначаемый как hallux, полностью сформирован и имеет три фаланги. И он, и цифра, обозначенная как d^2 , формируются как **левые** цифры. В нормальной задней лапе кошки холукс представлен только зачатком.

I показывает дальнейшее развитие заболевания. В этой стопе есть *шесть* пальцев. d^1 имеет две фаланги, но и она, и d^2 и d^3 имеют форму пальцев левой руки. Таким образом, d^3 , которая в нормальной стопе имела бы форму правого пальца, трансформируется так, чтобы выглядеть как **левый** палец.

Явление в данном случае вряд ли можно рассматривать как результат возбуждения спящих почек, поскольку при осмотре становится очевидным, что новые побеги не расположены в каком-либо фиксированном геометрическом отношении к исходному растению. Они возникают, например, на черешке в виде маленьких зеленых выростов, каждый из которых постепенно превращается в крошечный лист. Положение этих листьев довольно неопределенное, и они могут указывать в любом направлении, у некоторых их верхушки повернуты по периферии, у некоторых - по центру, а у других - в различных наклонных или поперечных положениях (рис. 5). Таким образом, эти маленькие листочки сравнимы с

проростками в том смысле, что их полярность не связана с полярностью родительского растения и не вытекает из нее. На самом деле они обладают той "индивидуальностью", которую мы ассоциируем с зародышевым размножением.

В поведении частей, обычно повторяющихся с двусторонней симметрией, наблюдается много любопытных явлений, которые, возможно, когда-нибудь приведут нас к пониманию механики разделения. Такая часть, как рука, которая нуждается в другой руке для завершения своей симметрии, не может стать двойником путем простого деления, однако благодаря разрастанию и особым модификациям на радиальной стороне одной и той же конечности даже рука может стать двойником. У хорошо известных полидактильных кошек изменение такого рода очень распространено и даже почти правило. Когда дополнительные пальцы появляются на внутренней (большеберцовой) стороне конечности, они имеют форму пальцев другой стороны, и даже нормальный разряд II (указательный) обычно преобразуется в зеркальное отражение своего нормального "я". Затем конечность сама по себе приобретает новую симметрию. Тем не менее нелегко интерпретировать эти факты как означающие, что произошло некоторое нарушение контроля, который одна сторона тела осуществляет над другой. Наследственность полидактилии сложна, но нет никаких сомнений в том, что заболевание, знакомое Кошке, является доминантным. В некоторых случаях у людей также происходит происхождение от доминанты, но нарушения настолько часты, что пока невозможно уловить никакого общего правила. Преобладание такого условия является исключением из принципа, согласно которому менее разделенные обычно доминируют над более разделенными, факт, который, вероятно, следует интерпретировать как означающий, что разделения бывают нескольких видов.

Среди обычных соматических подразделений, будь то органы, клетки или паттерны дифференцировки, обычно проявляется контроль симметрии. Однако существует один класс соматических дифференцировок, которые исключительно интересны тем фактом, что они могут демонстрировать полную независимость от такого геометрического контроля. Наиболее известные примеры этих геометрически неконтролируемых вариаций можно увидеть в бад-спорте. Нормальная дифференцировка органов растения осуществляется по определенной геометрической системе, которая тем, кто никогда раньше не обращал особого внимания на подобные вещи, часто покажется удивительно точной. Расположение листьев на неповрежденных, свободно растущих побегах, как правило, можно рассматривать в строго определенном порядке, точно так же, как и цветки или части цветков. Однако, если возникают спортивные почки, то, хотя части, включенные в спортивные, демонстрируют все геометрические особенности, присущие спортивной разновидности, сами спортивные почки не связаны друг с другом ни по какому геометрическому плану.

Очень знакомую иллюстрацию дает распределение цвета у тех гвоздик, которые не являются однотонными. Пигмент может, как у Пикотиков, распределяться по периферии с большой регулярностью к краям лепестков; или, как у причуд и Чешуек, он может быть рассеян в радиальных секторах, которые не демонстрируют геометрической регулярности. В данном случае пигменты одинаковы в обоих видах цветов, и химические факторы, участвующие в их производстве, безусловно, должны быть одинаковыми. Разница, должно быть, заключается в механических процессах распределения пигмента. В Пикотее мы видим упорядоченную дифференциацию, которая ассоциируется у нас с нормальностью; в Причудливом мы видим беспорядочную дифференциацию, характерную для бад-спорта. Распределение цвета в этом случае выходит за рамки схемы симметрии растения.

Такое распределение характерно для почкования и некоторых других различий как у растений, так и у животных, которые я не могу обсуждать в данном случае. Теперь размышление покажет, что эти факты имеют непосредственное отношение к механическим проблемам наследственности. В спорте "Сначала в зародыше" мы наблюдаем распределение факторов, которые различают генетические разновидности. Мы не знаем физической природы этих факторов, но если мы должны дать им название, я полагаю, мы должны называть их "ферментами" точно так же, как это сделал Бойль в 1666 году. Он обсуждает, как получается, что почка, распутившаяся на подвое, становится веткой, приносящей плод своего особовида. Он отмечает, что, хотя вставленный бутон "часто не так велик, как горошина", тем не менее, "будь то с помощью какого-то особого вида сита, или под действием какой-то мощной закваски, находящейся в нем, или и того, и другого, или по какой-то другой причине", сок "изменяется настолько, что образует плод совершенно иного качества".[18] Мы ничего не можем добавить к его предположениям, и мы по-прежнему считаем, что спорт возникает в результате дифференциального распределения "ферментов". Все факторы вместе присутствуют в обычных частях; некоторые из них не учитываются в спорте. Однако в аналогичном случае с пестролистной *пеларгонией*, у которой зеленые, а также белые побеги, Баур доказал, что побеги чистого цвета также являются чистыми в своем потомстве. Не может быть никаких сомнений, что растения, выращивающие Гвоздики, азалии, хризантемы и т.д., вели бы себя точно так же.

Хорошо известные азалии *Perle de Ledeburg*, *President Kerchoue* и *Vervaeana* - знакомые иллюстрации. Перле де Ледебург преимущественно белого цвета, но в некоторых его цветках есть красные прожилки. Не так уж редко он окрашивается в ярко-красный цвет. Очевидно, это происходит из-за развития бутона в красноцветной части стебля. Красный цвет у этого растения не находится под "геометрическим контролем". У многих растений белые цветки без опознавательных знаков, но если красные опознавательные знаки представляют собой геометрически упорядоченные различия, то одноцветные виды спорта не образуются. Случай с *Vervaeana* является хорошей иллюстрацией этого утверждения. У него белые цветки с красными отметинами, упорядоченно расположенными на нижних частях лепестков, особенно на спинной стороне. Это одна из азалий, наиболее подверженных появлению красных пятен, и на первый взгляд может показаться, что этот вид спорта отражает красный цвет центральных отметин. Однако изучение большого количества цветков показывает, что неправильные красные прожилки, подобные тем, что встречаются у *Perle de Ledeburg*, встречаются примерно так же часто, как и у этого сорта. *Vervaeana* на самом деле является *Perle de Ledeburg* с добавлением определенных красных отметин, и ее красными видами, очевидно, являются те ветви, зачатки которых появились на участке стебля, несущего эти красные элементы. То, что это правдивая информация, становится совершенно очевидным из того факта, что красный цвет спортивного знака несколько отличается от цвета определенных знаков, и что эти знаки все еще присутствуют на красном фоне спортивных цветов.

Понятно, что эти замечания применимы к тем случаям, когда спортивные состязания являются привычными или частыми, и я полагаю, что во всех таких примерах будут обнаружены признаки неравномерности в распределении дифференцировок, которые оправдывают мнение о том, что они не находятся под тем геометрическим контролем, который управляет нормальной дифференцировкой частей. Далее возникает вопрос, применимы ли эти соображения также к производству бад-спорта в качестве редкого исключения, но по характеру случая невозможно с уверенностью сказать, связано ли появление исключительного вида спорта с неожиданным присутствием ранее существовавшего фрагмента материала, имеющего особое строение, или с

происхождением *de novo* такого материала. Например, у одной из садовых форм *пеларгонии* известной как *алтум*, возможно, один или два пурпурных лепестка из нескольких сотен цветков. Нормальный цвет - ярко-красный; и поскольку мы можем быть совершенно уверены, что этот красный является рецессивным по отношению к пурпурному, интерпретация будет совершенно иной в зависимости от того, считается ли появление пурпурного цвета следствием присутствия небольших участков, наделенных пурпурным оттенком, или самопроизвольного образования фактора для этого пигмента. На основе фактов возможна любая интерпретация, но точка зрения о том, что все растение содержит редкие мозаичные частицы пурпурного цвета, в целом кажется более соответствующей современным знаниям.

У *Pelargonium altum* фермент, вызывающий пурпурную окраску, должен быть распределен на очень маленьких участках, но случай, когда пурпурный цвет подобен гораздо более грубому лоскутному одеялу, можно наблюдать у *пеларгонии* "Дон Жуан", которая часто несет целые пучки или ветви красных цветов на растениях с нормальными преобладающими пурпурными пучками. В большинстве случаев нет никаких сомнений в том, что, хотя части с пурпурными цветками могут "щеголять" красным, красные части не могут давать пурпурных цветков.

Асимметричное, или, говоря точнее, беспорядочное, смешение цветов в соматических частях, таким образом, указывает на столь же беспорядочное смешение факторов, определяющих эти цвета, в зародышевых тканях, так что некоторые из гамет содержат достаточно факторов цвета, чтобы образовать одноцветное растение, в то время как другие содержат так мало, что растение, которое они дают, представляет собой лоскутное одеяло. Если эта точка зрения верна, мы можем расширить ее настолько, что рассмотрим, не указывает ли тонкость или грубоватость смеси, видимой в цветках или листьях, на степень, в которой факторы распределены между зародышевыми клетками. Мы очень мало знаем о генетических свойствах полосатых сортов. Как у *Antirrhinum*, так и у *Mirabilis* было обнаружено, что полосатый может время от времени и нерегулярно выбрасывать одноцветные растения, и поэтому полосатость нельзя рассматривать просто как рецессивный признак. С другой стороны, у *Primula Sinensis* есть хорошо известные чешуйчатые сорта, которые обычно, по крайней мере, хорошо размножаются. Бросают ли они когда-нибудь себя, я не знаю, но если они это делают, то, должно быть, в исключительных случаях. Способность этих чешуйчатых растений правильно размножаться, я подозреваю, связана с тем фактом, что в их цветках цветные и белые части *тесно* перемешаны, и эта тесная смесь, таким образом, указывает на такую же тесную смесь в зародышевых клетках. Было бы важно установить, дают ли самооплодотворенные семена от случайных цветков, у которых окраска сливается в большое пятно, больше одноцветных растений, чем у цветков с мелкими чешуйками.

Следующий факт может в конечном итоге оказаться очень важным. Мы видели, что в бад-спорте дифференциация имеет ту же природу, что и между чистыми типами, а также что у спортивного растения эта дифференциация распределена без какой-либо привязки к оси растения или какому-либо другому соображению симметрии. Теперь среди зародышевых клеток менделевского гибрида именно такие признаки распределяются аллеломорфно, и здесь у нас снова есть убедительные доказательства того, что распределение не подчиняется никакому шаблону. Например, в случае с семенами, все еще *in situ*, мы можем понять, как признаки были распределены между зародышевыми клетками, и, конечно, нет очевидной закономерности, соединяющей их, и мы не можем предположить, что существует скрытая фактическая закономерность.

Из этого особенно любопытна одна иллюстрация. Отдельные растения одного и того же вида, как в отношении переkreщивания их листьев, так и в других отношениях, *либо правые, либо левые*. Этот факт не подчеркивается в современной ботанике и находится под некоторой угрозой быть забытым. Когда, как у цветов *Arum*, некоторых *гладиолусов*, *Exacum*, *St Paulia* или плодов *Loasa*, правые и левые побеги появляются на одном стебле, они отрываются поочередно. Но если, как у проростков ячменя, рассмотреть закручивание первого листа, то будет видно, что это либо правосторонний, либо левосторонний винт. Початок ячменя, скажем, двухрядного, имеет определенно симметричную структуру. Семена располагаются в своих оболочках вплотную друг к другу в определенных положениях. Органы каждого расположены в совершенно определенных местах. *Если бы эти семена были почками*, их различия были бы сгруппированы в общий план. Можно было бы ожидать, что дифференциации этих зародышей по-прежнему укладываются в схему; но это не так, и, насколько я проверил, любой из них может быть правым или левым, точно так же, как каждый может нести любую из менделевских аллеломорф, присущих родительскому растению, без привязки к дифференциации любого другого семени. Возможно, в этом виновато оплодотворение, но наш опыт изучения аллеломорфных признаков предполагает, что неправильность кроется в самих яйцеклетках. [19]

Таким образом, зародышевые клетки отличаются от соматических клеток тем фактом, что их дифференцировка выходит за рамки геометрического порядка, который управляет дифференцировкой соматических клеток. Я могу придумать возможные исключения, но я уверен, что это правило верно, и я считаю его очень важным.

Старая загадка "что такое индивид" находит, по крайней мере, частичное решение в ответе, что индивид - это группа частей, дифференцированных в геометрически взаимозависимом порядке. С зародышевой клеткой почти, если не всегда, начинается новый геометрический порядок с независимой полярностью, и с этой геометрической независимостью, возможно, может быть связана сила омоложения.

Поднятые таким образом проблемы остаются нерешенными, но они не выглядят неразрешимыми. Решение может быть ближе, чем мы думали. При изучении геометрии дифференцировки, зародышевой и соматической, есть способ наблюдать и, возможно, анализировать то, что можно определить как механические явления наследственности. Если бы кто-нибудь смог в случаях с Пикоти и Причудливой Гвоздикой, соответственно, обнаружить реальное различие между двумя типами распространения, он добился бы самого заметного прогресса. Любой человек, знакомый с механическими устройствами, может сконструировать модель, которая более или менее точно воспроизведет некоторые из этих различий. Момент, который я бы не упускал из виду, заключается в том, что аналогия с такими моделями должна на долгое время стать верным и ценным руководством. Я верю, что кто-то с соответствующим интеллектуальным оснащением попытается следовать этому руководству; и я достаточно оптимистичен, чтобы думать, что всестороннее изучение геометрических явлений дифференциации подскажет проницательному уму тот критический эксперимент, который однажды может раскрыть значение спонтанного разделения, тайну, через которую лежит путь, возможно, самый обнадеживающий, к познанию природы жизни.

ГЛАВА III

Сегментация, органическая И Механическая

Могут быть и часто были разработаны модели, имитирующие некоторые явления деления, но ни одна из них не воспроизводила особенность, характеризующую деления живых тканей, а именно то, что *положение химической дифференцировки определяется этими делениями*. Например, модели сегментации, будь то радиальная или линейная, могут быть созданы путем вибрации пластин, как на знакомых фигурах Хладни из физической лаборатории, или изгибом трубки, посыпанной изнутри порошком лycopодия, и различными другими способами. Песок или пудра скапливаются в узлах или областях наименьшего движения, и сформированные таким образом узоры воспроизводят многие геометрические особенности сегментации. Но при сегментации живых существ узлы и междоузлия, однажды определенные разделяющими силами, каждый из них стал бы местом соответствующих и отчетливых химических процессов, ведущих к дифференциации частей и отложению костей, лепестков, шипов, волосков и других органов в соответствии с меристическим планом местности. "Рябь" меристического деления не просто разделяет, нодифференцирует, и когда "рябь" разветвляется, результатом является не просто разделение, а удвоение органа, через который проходит разветвление. Примером, иллюстрирующим такое следствие, является полупозвонок питона. С левой стороны позвонок одиночный (рис. 7) и несет одно ребро, но с правой стороны произошло разделение, в результате чего образовались два полупозвонка, каждый из которых несет по ребру, один стоящий последовательно за другим. Действительно, мы не можем представить себе какую-либо операцию физиологического деления, выполняемую в таком органе, как позвонок, проходящую через плоскость под прямым углом к длинной оси тела, которая не обязательно предполагает дальнейший процесс дублирования.

По мере того, как меристическая система распределения распространяется по организму, химические различия следуют по ее пути, с сегментацией и рисунком в качестве видимого результата. Если бы мы могли проанализировать эти одновременные явления и показать, каким образом места химической дифференциации определяются системой деления, прогресс был бы быстрым. Именно здесь все предположения терпят неудачу.

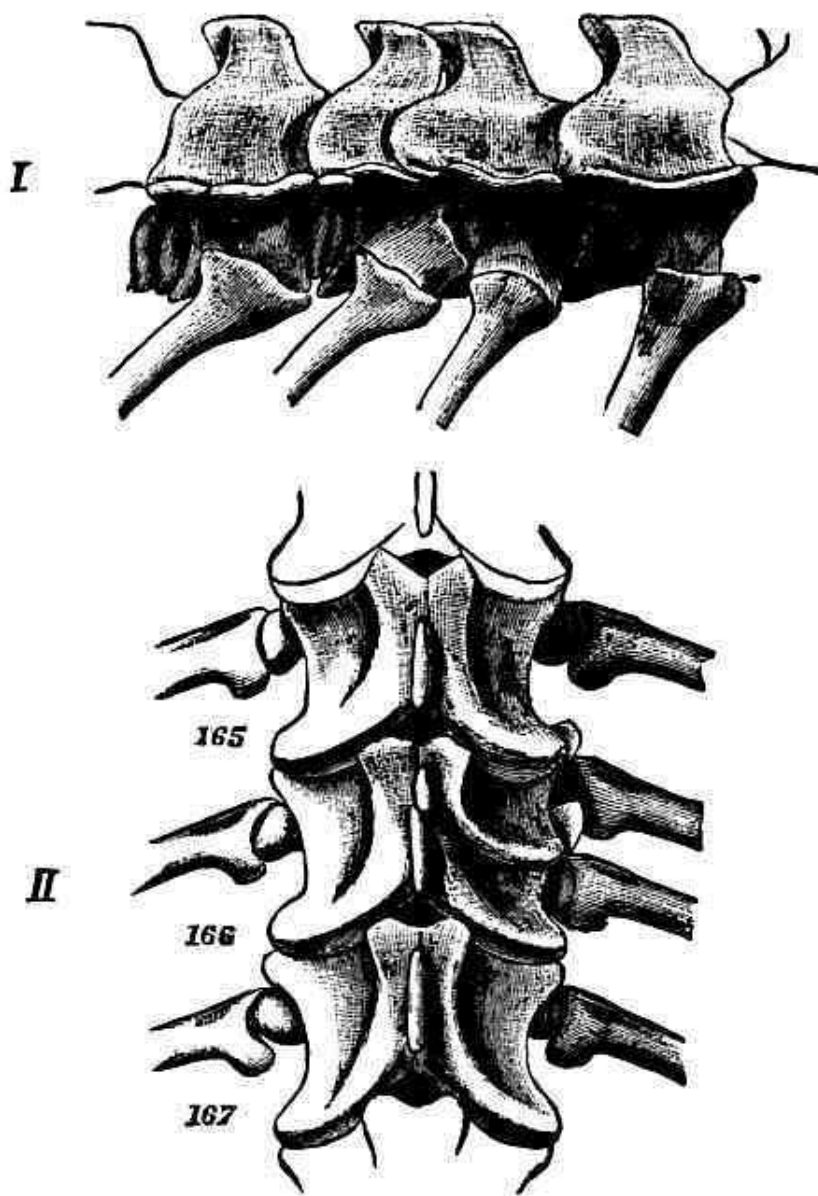


Рис. 7 и 8. *I*, позвоночный 147-150 с правой стороны, показывает несовершенное разделение между 148-м и 149-м. Состояние с левой стороны этого позвонка было таким же. *II*, дорсальная поверхность позвоночных 165-167. С правой стороны 166-я двойная и имеет два ребра, но с левой стороны она обычная и имеет только одно ребро.

Было предпринято много попыток интерпретировать процессы разделения и повторения в терминах механики или, по крайней мере, соотнести их с ближайшими механическими аналогиями, пока без особого успеха. Проблема сопряжена с трудностями, пока еще непреодолимыми, и на одну из них следует обратить особое внимание. В живом существе процесс, посредством которого возникают повторения и паттерны, состоит частично в разделении, но частично также и в росте. У нас нет средств изучать феномен формирования паттернов, кроме как в связи с ростом. Рост вскоре прекращается, если не происходит разделения, а если рост невозможен, вскоре прекращается и разделение. Вследствие того факта, что конечный рисунок частично является продуктом роста, он никогда не может быть

использован в качестве безукоризненного доказательства первичных геометрических соотношений элементов, изложенных в подразделениях.

В предыдущей главе, обращаясь к проблеме повторяемости, я ввел аналогию, сравнив закономерности органического мира с теми, которые возникают в неорганических материалах в результате волнового движения. На предварительной стадии неведения, не имея более надежной подсказки, я не считаю совершенно бесполезным рассмотреть применимость этой аналогии несколько более полно. Как я надеюсь показать, он обладает, по крайней мере, достаточной обоснованностью, чтобы поддержать веру в то, что морфология может безопасно устранить один из источников давних ошибок и путаницы.

Те, кто изучал структуру частей, повторяющихся последовательно, наверняка сталкивались со старой морфологической проблемой "Серийной гомологии", которая в разные периоды привлекала так много внимания натуралистов и особенно зоологов. Эта проблема включает в себя два отдельных вопроса. Первым из них является происхождение в процессе эволюции сходства между двумя органами, возникающего в повторяющейся серии, преимущественным примером которого являются передние и задние конечности позвоночных. Исходя из того факта, что это сходство может быть прослежено очень далеко, часто до мельчайших деталей строения, многие анатомы склоняются к мнению, что первоначально сходство, должно быть, было еще более полным и что две конечности, например, должны были приобрести свои нынешние формы в результате дифференциации двух идентичных групп частей.

Аналогичные вопросы возникают всякий раз, когда детали повторяются последовательно, будь то линейный или радиальный ряд, и, хотя это менее очевидно, даже когда повторение является только двусторонним. В каждом таком примере возникает вопрос, является ли сходство между частями остатками еще более близкого сходства или же дифференциация является первоначальной? Иногда точка зрения о том, что эти части возникли в результате дифференциации ряда идентичных частей, является достаточно правдоподобной, как, например, когда особенности различных придатков десятиногого ракообразного относят к модификациям ряда Филлопод. Однако в применении к другим случаям мы вскоре сталкиваемся с трудностями, и предположение о том, что первоначально все сегменты позвоночного были одинаковыми, сразу же представляется абсурдным по той причине, что существо, устроенное таким образом, существовать не могло и что дифференциация по крайней мере одного переднего и одного заднего сегмента является существенным условием жизнеспособного организма, состоящего из частей, повторяющихся в линейном ряду. Между этими двумя конечными сегментами можно представить добавление одного сегмента или серии приблизительно похожих сегментов; но когда однажды будет осознано, что терминалы должны были различаться с самого начала, будет видно, что проблема происхождения сходства между сегментами не становится более понятной из-за предположения, что даже промежуточные элементы изначально были одинаковыми. Действительно, видя, что изначально должна была существовать некоторая дифференцировка, так же легко представить, что исходное тело состояло из ряда, переходящих от состояния переднего сегмента к состоянию заднего, как и любое другое расположение. Существование линейного или последовательного ряда фактически постулирует полярность целого, и в такой системе концепции идеального сегмента, содержащего все части, представленные в других системах, явно нет места. Введение этой концепции, хотя и одобренной великими мастерами сравнительной анатомии, на мой взгляд, действительно задержало прогресс рационального изучения феномена разделения. Одно и то

же понятие было применено к каждому классу повторений как у животных, так и у растений, как правило, с одинаковыми печальными результатами. В более грубых формах, в которых эта доктрина преподавалась тридцать лет назад, сейчас она редко выражается, но ее измененные представления все еще сохраняются и запутывают наши суждения.

Однако процесс повторения частей в телах организмов является периодическим явлением. Это многое, при условии, что мы остаемся свободными от предубеждения относительно природы и причинности периода или ритма, мы можем с уверенностью заявить, и таким образом может быть проведено сравнение между последствиями меристического повторения в телах живых существ и теми повторениями, которые в неорганическом мире обусловлены ритмическими процессами. Разнообразие таких процессов практически безгранично, и нам нечего указать, с каким из них следует сравнивать наши повторения.

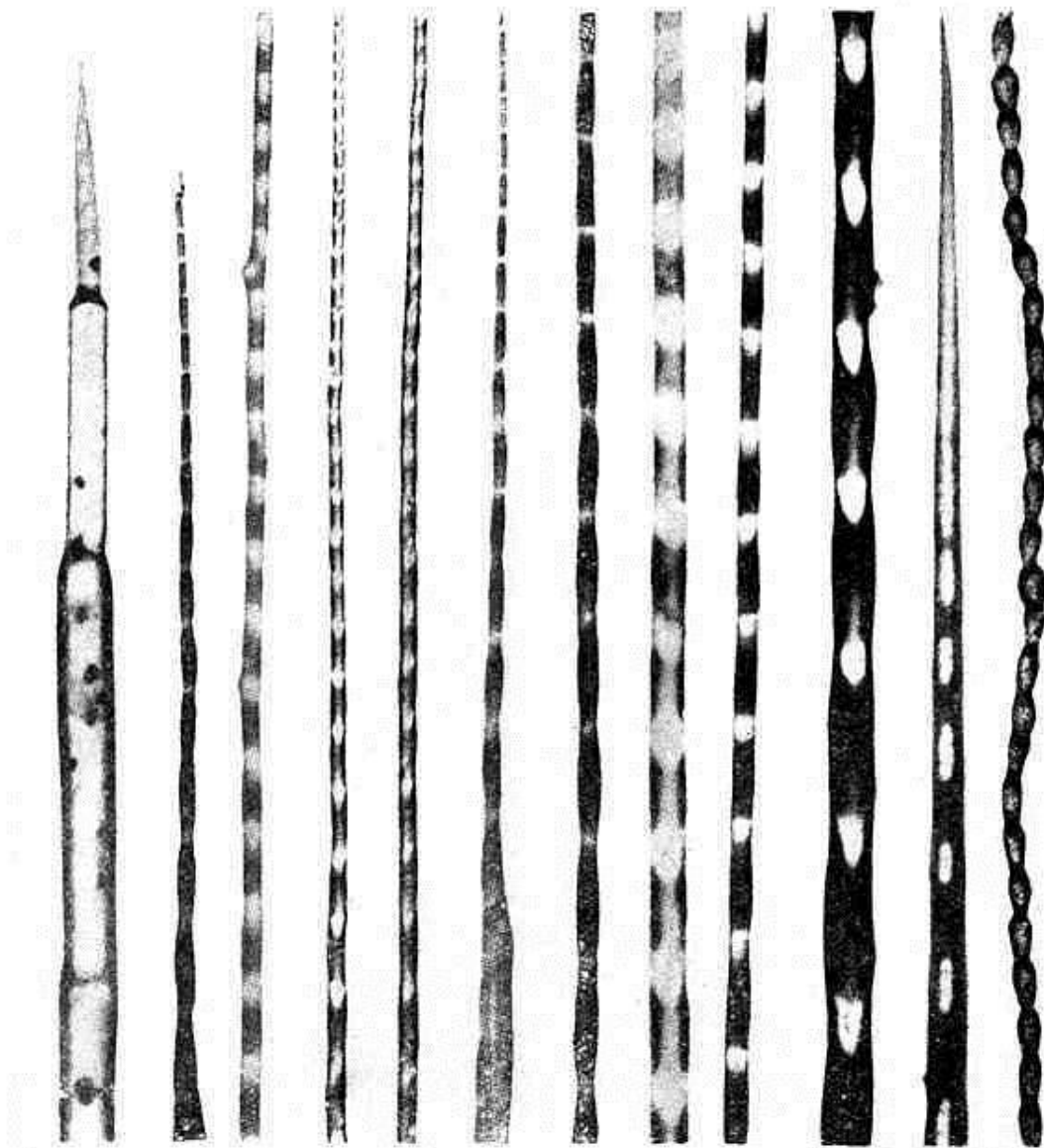


Рис. 9.Осмотические наросты, имитирующие сегментацию. (По Ледюку.)

В некоторых отношениях, возможно, лучшими моделями живых организмов, созданными на сегодняшний день, являются "осмотические наросты", созданные Leduc.^[1] Эти любопытные структуры были образованы путем помещения фрагмента соли, например хлорида кальция, в раствор какого-либо коллоидного вещества. По мере того как твердое вещество поглощает воду из раствора, вокруг него образуется проницаемая пленка или мембрана. Заключенный таким образом пузырь растет за счет дальнейшего поглощения воды, часто расширяясь в линейном направлении, и во многих примерах этот рост происходит за счет серии ритмично прерывающихся расширений. Некоторые из образовавшихся таким образом наростов удивительно похожи на органические структуры и могут сойти за серию усиковых сегментов или многие другие органы, состоящие из линейного ряда повторяющихся частей. Признавая существенное сходство между этими "осмотическими наростами" и живыми телами или их органами, я делаю упор не столько на общую конформацию наростов, которые часто, как указывает Ледюк, напоминают формы грибов или гидроидов, сколько на тот факт, что перерывы в развитии этих систем так близко аналогичны сегментированию или повторению частей, характерных для живых существ (рис. 9). Точно так же модели кариокинеза Ледюка, какими бы замечательными они ни были, производят на меня меньшее впечатление, поскольку здесь имитируется разделение путем нанесения отдельных капель на желатиновую пленку. Что мы больше всего хотим знать, так это то, как у живого существа одна капля превращается в две. Модели линейной сегментации обладают замечательным достоинством, заключающимся в том, что они в какой-то мере имитируют процесс реального деления или повторения. Таким образом, в несколько модифицированном методе Ледюк, вызывая диффузию раствора в желатиновой пленке, добивался ритмичных или периодических выделений, поразительно напоминающих различные органические ткани, поскольку здесь также с успехом имитируется процесс периодического повторения.

Общей чертой этих и всех других ритмических повторений, производимых чисто механическими силами, является то, что между членами серии существует сходство и что это сходство строения может поддерживаться в самых сложных деталях. Однако, когда в механическом ряду некоторые элементы отличаются от остальных, нам нетрудно признать, что эти различия — которые соответствуют различиям органического ряда — обусловлены особой неоднородностью условий или материалов, и нам никогда не приходит в голову предположить, что все элементы должны были быть изначально одинаковыми. Например, в случае следов ряби на песке, которые я выбираю в качестве одной из наиболее знакомых и очевидных иллюстраций повторяющейся серии механических воздействий, если мы замечаем, что одна рябь отличается по форме от соседних с ней, мы не предполагаем, что это изменение должно было быть вызвано деформацией ряби, которая сначала сформировалась так же, как и другие, но мы приписываем это различие в песке в этой точке или различию в способе воздействия на нее ветра или прилива. Мы можем продолжить аналогию, заметив, что в той мере, в какой такая серия волн имеет начало и конец, она обладает полярностью, подобной полярности различных линейных рядов частей в организмах, и даже формирование каждого элемента должно влиять на форму его преемника. Поскольку в организме начало и конец серии всегда включены, некоторая дифференциация между повторениями должна быть неизбежной. Следовательно, если допустить, а я думаю, что это необходимо, что сегментация и паттерн являются следствием периодического процесса, мы поймем, что, по крайней мере, так же легко представить формирование такого ряда частей, обладающих семейным сходством в сочетании с

дифференциацией, как было бы представить их первоначальное возникновение как серию идентичных повторений. Предположение о том, что сходства, которые мы сейчас воспринимаем, являются остатками еще более полного сходства, является заменой более сложной концепции более простой.

Другой вопрос, возникающий в связи с проблемой серийной гомологии, заключается в том, насколько существует соответствие между отдельными членами серий, когда серии отличаются друг от друга либо количеством частей, либо способом распределения дифференциации между ними. Например, изучающие морфологию позвоночных спорят о том, является ли *л-й* позвонок, поддерживающий тазовый пояс у ящерицы А, индивидуально гомологичным *сл + х-м* позвонком, выполняющим эту функцию у ящерицы В, или же он более точно гомологичен позвонку, стоящему в *л-м* порядковом положении, хотя этот позвонок у ящерицы В свободен.

В различных и более сложных аспектах один и тот же вопрос обсуждается в отношении черепных и спинномозговых нервов, ветвей аорты, придатков членистоногих и, действительно, в отношении всех подобных серий дифференцированных частей в линейном или последовательном повторении. Люди, занимающиеся решением этих задач, должны, прежде чем принимать решение, подумать, как можно было бы ответить на аналогичные вопросы в случае любой серии ритмических повторений, сформированных механическими факторами. В случае с нашей иллюстрацией ряби на песке, учитывая одинаковые силы, действующие на одни и те же материалы в одной и той же области, количество создаваемых рябей будет одинаковым, *ил-я* рябь, отсчитываемая от конца серии, будет оставаться в одном и том же месте всякий раз, когда вызывается серия. Если изменить какое-либо из условий, количество и формы тоже могут быть изменены, и будет создано новое "распределение дифференциации". Изложенный в этой форме, очевидно, что соображения, которыми следовало бы руководствоваться при вынесении решения в случае песчаной ряби, существенно не отличаются от тех, которые определяют проблему индивидуальной гомологии в ее применении к позвонкам, нервам или пальцам.

Тот факт, что единица повторения является также единицей роста, является источником неясности, которая скрывает этот процесс. Когда мы сравниваем скелет длиннохвостой обезьяны со скелетом короткохвостой или бесхвостой обезьяны, мы сразу видим, насколько легко дополнительный ряд хвостовых сегментов может быть описан как следствие распространения "волн" сегментации за пределы точки, где они исчезают в более короткой колонке, и мы видим, что с расширением серии повторений происходит рост и удлинение материала.

Будет обнаружено, что соображения, применимые к этому примеру, действуют во многих случаях изменения конечных элементов линейных рядов. Некоторые из этих рядов, например зубы собаки, заканчиваются конечным элементом, размер которого значительно меньше, чем у следующего за ним. Даже когда, таким образом, наблюдается определенная специализация последнего члена ряда, нередко случается, что добавление путем изменения члена за пределами нормального окончания сопровождается очень ощутимым увеличением размера элемента, который численно находится на месте нормального окончания.^[2] Так же и при изменении количества ребер, когда поясничный позвонок гомеотически изменяется по подобию последнего спинного и несет ребро, ребро, расположенное следующим перед ним,

которое в нормальном туловище является последним, демонстрирует определенное увеличение развития.

Последствия таких гомеозисов иногда бывают очень обширными, включая корректировку дифференцировки, затрагивающую длинный ряд представителей, в чем легко убедиться, сравнив позвоночные столбы нескольких отдельных ленивцев[3] (будь то *брадилус* или *холепус*), чтобы взять особенно яркий пример.

Можно утверждать, что пока ни один признак не позволяет нам понять, в чем заключается первичное различие, определяющее такую вариацию, независимо от того, вызвано ли оно различием в разделяющих силах или в материале, подлежащем разделению. Если, например, мы должны были имитировать такую серию сегментов, выдавливая висячие капли вязкой жидкости из тюрбика с краской путем последовательного сжатия, то количество сегментов будет зависеть от того, сколько раз тюрбик сжимается до того, как он опустеет, но их размер может зависеть либо от силы сжатия, либо от вместимости тюрбика, либо от различных других факторов. Тем не менее, в случае вариации концевых элементов, какова бы ни была природа ритмического импульса, который производит серию органов, повышение нормального концевых элементов в соответствии с добавлением другого - это то, чего мы должны ожидать.

Если бы организм сначала приобрел свой полный размер, а разграничение частей произошло позже, могла бы быть некоторая надежда на то, что сходство между образцами жизни и теми, которые механически вызываются волновым движением, можно было бы показать как следствие некоторого реального причинно-следственного сходства, но ввиду роли, которую играет рост, обращение к этим механическим явлениям не может быть объявлено имеющим больше, чем иллюстративную ценность. Аналогично, поскольку живые структуры появляются и почти наверняка действительно возникают в реальности в результате ритмического процесса, сравнения этих структур с теми, которые развиваются в кристаллических структурах и в различных силовых полях, как мне кажется, недопустимы или, по крайней мере, неуместны.

Как бы ни определялась их прерывистость, ритмы деления следует рассматривать как непосредственный источник этих геометрически упорядоченных повторений, универсально характерных для органической жизни. Таким образом, в ту же категорию мы можем отнести сегментацию позвоночных и членистоногих, концентрический рост пластинчатых раковин или чешуи рыб, рябь на рогах козы или скелеты фораминифер или гелиозоа. В случае с растительными структурами Черч[4] превосходно показал, с большим количеством деталей, как при анализе определенность филлотаксиса является выражением такого ритма в делении апикальных тканей, и как спирали и "ортостихии", проявляющиеся у выращенного растения, являются его конечными следствиями. Таким образом, проблема сводится к вопросу о способе, с помощью которого определяются эти ритмы.

Естественно, что мы склонны относить их к химическому источнику. Если мы подумаем о только что приведенной иллюстрации деления вязкой жидкости на капли путем последовательных сокращений трубки с мягкими стенками, мы можем, я думаю, представить себе такие ритмические сокращения как результат суммирования химических раздражителей, что-то вроде ударов сердца. Но когда мы осознаем огромное разнообразие материалов, распределение которых определяется якобы сходным ритмическим процессом, кажется безнадежным надеяться на прямое химическое решение. То, что химическая деградация протоплазмы или материалов, которые она содержит, является источником энергии,

используемой при делении, оспаривать нельзя, но то, что эти деления сами по себе могут быть проявлениями химического действия, кажется в высшей степени невероятным.

Следовательно, мы можем с некоторой уверенностью настаивать на различии между меристическим и субстанциональным строением организмов, то есть между системой, в соответствии с которой разделяются вещества, и сущностным составом материалов, сознавая тот факт, что энергия деления поступает из материалов и что в онтогенезе способ, которым осуществляются деления, должен зависеть во вторую очередь от природы веществ, подлежащих разделению. Механические процессы деления остаются различной группой явлений, и изменения в веществах, подлежащих распределению при делении, могут быть независимыми от изменений в системе, с помощью которой осуществляется распределение.

Современный генетический анализ дает множество замечательных примеров этого различия. Когда ранее мы сравнивали листья обычной пальчатовидной китайской примулы с листьями перистой[5] ее разновидности с папоротниковидными листьями, мы были совершенно не в состоянии сказать, была ли разница между двумя типами листьев обусловлена различием в материале, срезанном в процессе деления, или различием в самом этом процессе. Знание того, что различие определяется единственным выделяемым фактором, как правило, доказывает, что критическое различие заключается в содержании. Точно так же мы знаем, что состояние перьев шелковистой птицы обусловлено отсутствием какого-либо одного фактора, присутствующего в нормальной форме. Мы можем рассматривать такие различия как результат изменения формы в последовательных "волнах" деления, но мы пока не можем представить себе сегрегацию иначе, чем как действие путем удаления или сохранения материального элемента. Будущие наблюдения с помощью какого-нибудь нового метода могут предложить какую-то другую возможность, но такие случаи очень ясно показывают нам трудности, с которыми связана проблема.

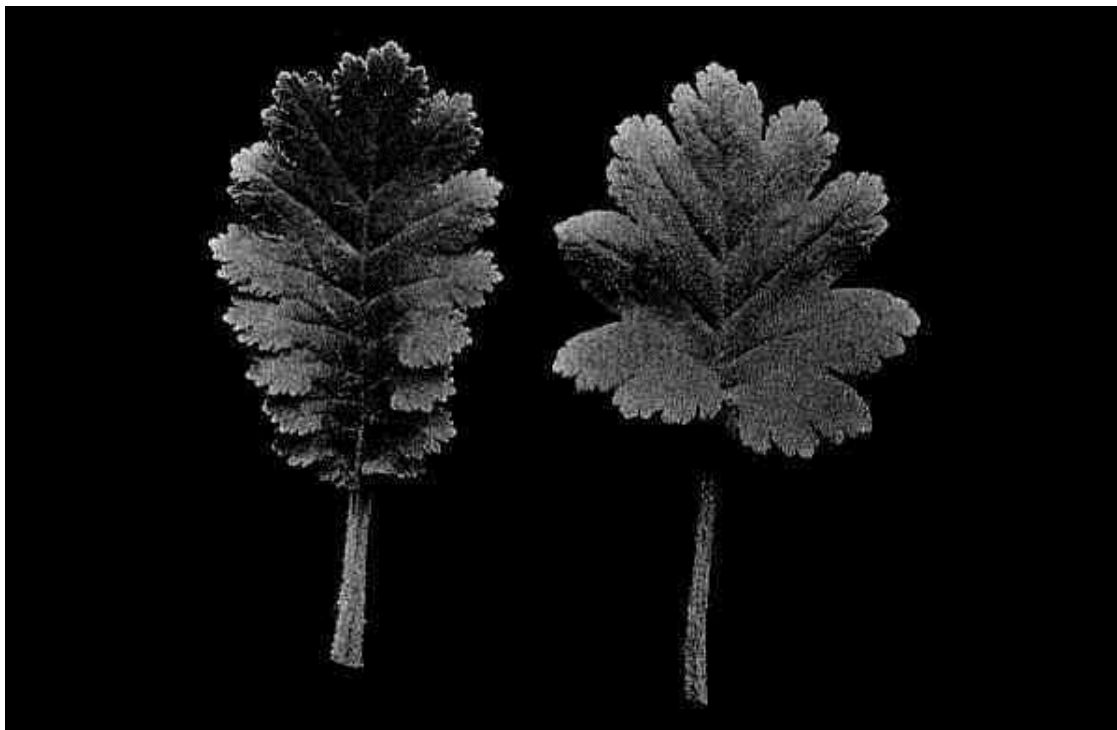


Рис. 10. Тип листьев пальмы и папоротника у *Primula Sinensis*.

В другой области наблюдений происходят явления, которые, как мне кажется, не подвергают сомнению тот факт, что меристические силы по существу независимы от материалов, на которые они действуют, за исключением, в более отдаленном смысле, того, что эти материалы являются источниками энергии. Физиология тех регенераций и повторений, которые следуют за увечьем, дает группу фактов, которые одновременно стимулируют и ограничивают спекуляции. Удовлетворительных интерпретаций этим экстраординарным явлениям так и не было найдено, но мы уже знаем достаточно, чтобы быть уверенными, что в них мы наблюдаем указания, которые должны привести к открытию истинной механики повторения и паттерна. Последствия нанесения увечий, заключающиеся в возникновении нового роста или, возможно, более строго, в обеспечении возможности возникновения нового роста, таковы, что их нельзя интерпретировать как реакцию на химические стимулы в любом смысле, который в настоящее время вкладывается в слово "химический". Силы высвобождаются в результате увечий, которые в нормальных условиях жизни не могут быть обнаружены. Все, кто пытался проанализировать феномен регенерации, вынуждены прибегать к метафоре равновесия, говоря о нормальном теле как о состоянии напряжения (Морган), которое, будучи нарушено увечьями, приводит к новому делению и росту. Силы разделения недоступны обычным средствам стимулирования. Применение, например, тепла или электричества не вызывает положительных реакций, если только стимулы не настолько сильны, чтобы вызвать фактическое разрушение.[6] Эти агенты, если использовать вольное выражение, не вступают в контакт с меристическими силами. Изменения в химическом окружении клеток могут, как в экспериментах Леба и Стокарда, вызывать определенные эффекты, но факты предполагают, что эти эффекты обусловлены скорее изменениями в живом материале, чем влиянием, оказываемым непосредственно на сами силы деления.

Однако при разрушении ткани силы как роста, так и деления также часто могут быть приведены в действие с последующей регенерацией. Разрыв прочной связи между частями может привести к тем же эффектам, что и, например, когда новые головы или хвосты вырастают на разделенных краях планарий (Morgan), или когда из каждой половины эмбриона, частично отделенной от его обычно соответствующей половины, образуется новая половина с монстром-близнецом в результате.

Часто классифицируются вместе с регенерациями, но на самом деле совершенно отличаются от них те особые и наиболее интересные примеры, когда рост *парной* структуры стимулируется простой раной. Некоторые из наиболее известных из этих экземпляров представлены парными дополнительными придатками насекомых и ракообразных. Несколько лет назад я исследовал все примеры таких чудовищ, к которым можно было получить доступ, и с необычным чувством волнения обнаружил, что эти нештатные сооружения обычно располагались по узнаваемому геометрическому плану, имея определенные пространственные отношения как друг к другу, так и к нормальной ветви, из которой они росли. Более поздние исследования Торнье[7] и особенно его эксперименты на лягушке показали, что надрез на задней почке конечности вызывает рост такой *пары* конечностей в месте ранения. Немногие наблюдения могут сравниться с этим по новизне или значимости; и хотя мы пока не можем интерпретировать эти явления или установить их надлежащую связь с обычными явлениями, мы убеждены, что это наблюдение является не просто изолированным любопытством, но открытием, призванным пролить новый

свет на биологическую механику. Дополнительные лапки лягушки, очевидно, сгруппированы в систему симметрии, подобную той, которую демонстрируют конечности членистоногих, и хотя у членистоногих парные повторения на самом деле не были вызваны травмой в экспериментальных условиях, нам теперь не нужно без колебаний относить их к этим причинам, как это сделал Пшибрам.

На этом этапе становятся важными некоторые особенности нештатных придатков. Во-первых, они могут возникать в любой точке нормальной конечности, обнаруживаясь во всех ситуациях от основания до верхушки. Они также не ограничены поверхностью, с которой прорастают, иногда появляясь на спинной, передней, вентральной или задней поверхностях или в точках, промежуточных между этими основными поверхностями.

За редкими и сомнительными исключениями, части, которые содержатся в этих дополнительных придатках, являются только теми, которые лежат *периферийно по отношению к их исходной точке*. Таким образом, когда исходная точка находится в верхушечном суставе предплюсны, дополнительный вырост, если он полностью развит, состоит из двойной верхушки предплюсны, несущей две пары когтей. Если они возникают из большеберцовой кости, то добавляются две полные предплюсны. Если они вырастают из фактического основания придатка, то в дополнение к нормальному могут развиваться два полных придатка. Следовательно, мы должны заключить, что в любой точке нормального придатка существует энергия, которая, если ее высвободить, может произвести зародыш, содержащий в себе парный набор частей, периферийных по отношению к этой точке.

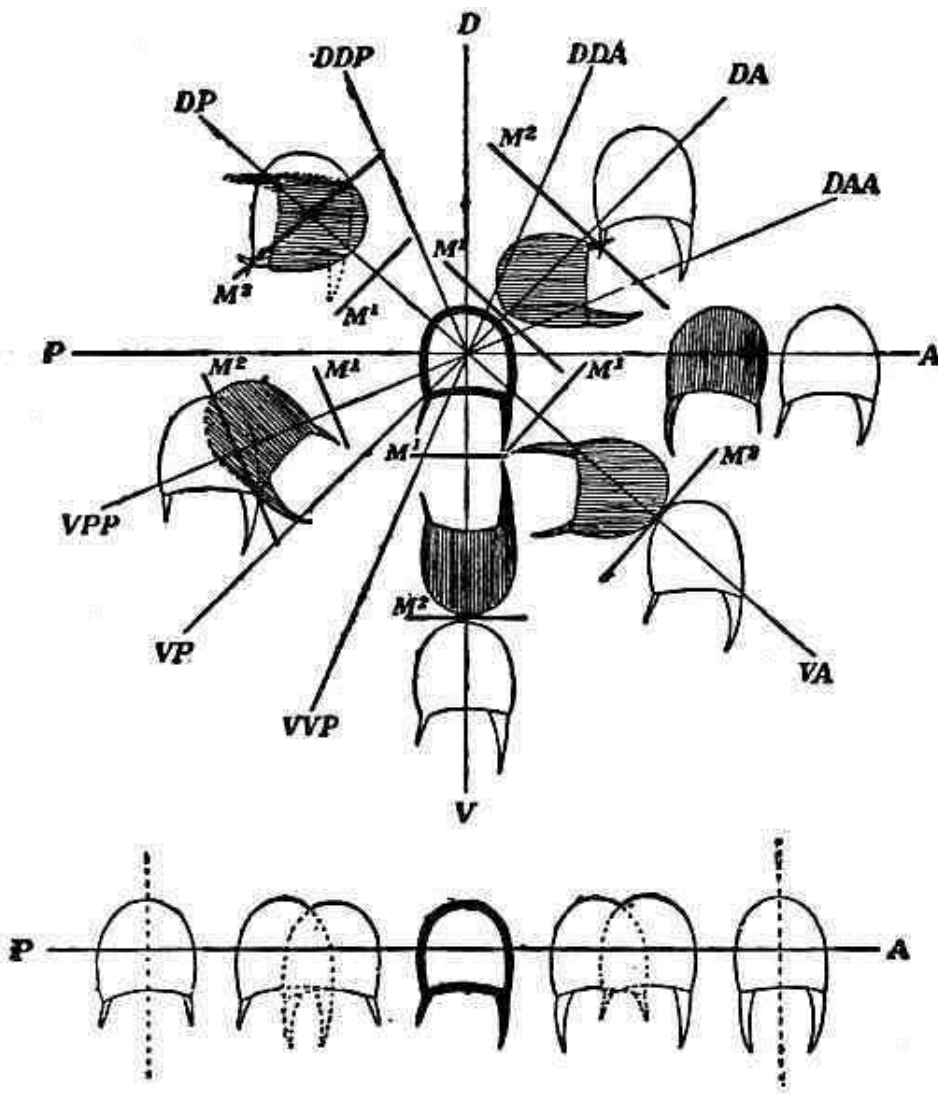


Рис. 11. Диаграммы геометрических соотношений, которые обычно демонстрируются дополнительными парами придатков у членистоногих. Предполагается, что это срезы верхушки большеберцовой кости жука. **A**, передний, **P**, задний, **D**, спинной, **V**, вентральный. **M¹**, **M²** - воображаемые плоскости отражения. Заштрихованная фигура в каждом случае представляет собой конечность, сформированную аналогично другой стороне тела, а внешние незатененные фигуры имеют нормальную форму для стороны, на которой находятся придатки. На нескольких радиусах показаны дополнительные пары в их нескольких возможных соотношениях с нормалью, из которой они вытекают. Нормаль нарисована толстыми линиями в центре.

Далее геометрические соотношения половин дополнительной пары определяются положением, в котором они находятся по отношению к исходному придатку. Эти отношения лучше всего объясняются диаграммой (рис. 11), из которой видно, что два дополнительных придатка являются изображениями друг друга; и из них тот, который примыкает к нормальному придатку, образует его изображение. Таким образом, если дополнительная пара возникает из точки на дорсальной поверхности нормального придатка, то две *вентральные* поверхности дополнительной пары будут обращены друг к другу. Если они возникают на передней

поверхности нормального придатка, то их морфологически задние поверхности будут смежными, и так далее.

Эти факты дают нам представление о соотношении двух половин делящейся почки, сильно отличающееся от того, которое можно получить при исключительном изучении нормальных структур. Обычные морфологические концепции больше неприменимы. Распределение частей показывает, что почка или рудимент, который становится дополнительной парой, может разрываться или раскрываться различными способами в зависимости от его отношения к нормальной конечности. Плоскости его деления определяются его геометрическими отношениями к нормальному телу.

Особенно любопытны некоторые случаи, когда дополнительная пара сформирована несовершенно. Таким образом, создается видимость двух конечностей, находящихся на различных стадиях слияния, хотя на самом деле, конечно, это стадии несовершенно деления. Плоскость "слияния" может располагаться где угодно, и, таким образом, два придатка могут соединяться друг с другом подобно объекту, частично погруженному в ртутные "соединения", оптическое изображение которого отражается от поверхности.

Нештатные парные структуры обычно, если вообще когда-либо, не образуются при простой ампутации придатка. Иногда наблюдаются случаи, которые, тем не менее, кажутся такого рода. Боррадайле, [8] например, описал краба (*Cancer pagurus*), имеющего вместо правой челюсти три *маленьких* челюсти, происходящие из общего основания, где внешний вид позволяет предположить, что три редуцированные конечности заменили единственную нормальную конечность. Однако, судя по сообщенным деталям, все еще возможно, что одна из хелат (обозначенная буквой F. I на рисунке Боррадайле) может быть обычной, а две другие - дополнительной парой. Челюсть, который, как я подозреваю, является нормальным, в нескольких отношениях деформирован, а также уменьшен в размерах, и эта деформация, возможно, возникла как следствие той же раны, которая вызвала рост дополнительной пары. Его уменьшенный размер может быть вызван той же травмой, которая вполне могла помешать его росту до полных пропорций.

Допуская сомнения в этих двусмысленных случаях, представляется общим правилом, что для образования дополнительной пары нормальная конечность должна сохраняться в связи с телом. Более того, практически очевидно, что ни в коем случае из него не может вырасти *одиночный*, а именно. непарный дубликат нормального придатка. Было описано много примеров такого рода, но все они могут с уверенностью рассматриваться как примеры нештатной пары, в которой развиты только две морфологически передние или две морфологически задние поверхности. Таким образом, мы имеем парадокс, заключающийся в том, что конечность одной стороны тела, скажем, правой, обладает способностью образовывать пару конечностей, правую и левую, как самостоятельный вырост, но не может образовать вторую левую конечность в одиночку.

Возникает очень интересный вопрос, строго ли корректно описывать дополнительную пару как правую и левую, или же это скорее две левые или две правые, из которых одна перевернута. Этот вопрос не приходил мне в голову, когда в прежние годы я изучал эти предметы. Это предложил мне доктор Пшибрам. Ответ может иметь важное отношение к биологической механике, но я не знаю никаких доказательств, на основании которых этот вопрос можно было бы определить с уверенностью. Чтобы решить этот вопрос, необходимо было бы иметь случаи,

когда парное повторение воздействовало на конечность, заметно дифференцированную с двух сторон тела, и, конечно, развитие дополнительных частей, чтобы быть решающим, должно быть достаточно полным. Мне известен только один пример, который вообще удовлетворяет этим требованиям, - чела омара, изображенный (по Ван Бенедену) в *Материалах по изучению вариаций*, стр. 531, рис. 184, III.

Здесь рисунок отчетливо указывает на то, что один из дополнительных дактилоподитов, а именно обозначенный буквой R, различается как левый, а не просто перевернутый правый. Ибо зубы у этого дактилоподита - это режущие, а не дробящие когти, в то время как у дактилоподитов R' и L' есть дробящие зубы. Рисунок также позволяет с достаточной уверенностью утверждать, что пораженная конечность была раздавливающим когтем. Принимая эту интерпретацию, мы приходим к замечательному выводу, что зародыш нового роста состоял из половинок, разделенных на режущую и дробящую, как обычные клешни, и что дополнительная дробилка геометрически является левой, но физиологически - правой. Хотя дополнительная дробилка имеет левую форму в зависимости от направления, в котором она направлена, на самом деле она оптически обращена вправо, в то время как дактилоподит R, который направлен вправо, на самом деле обращен влево (рис. 12).

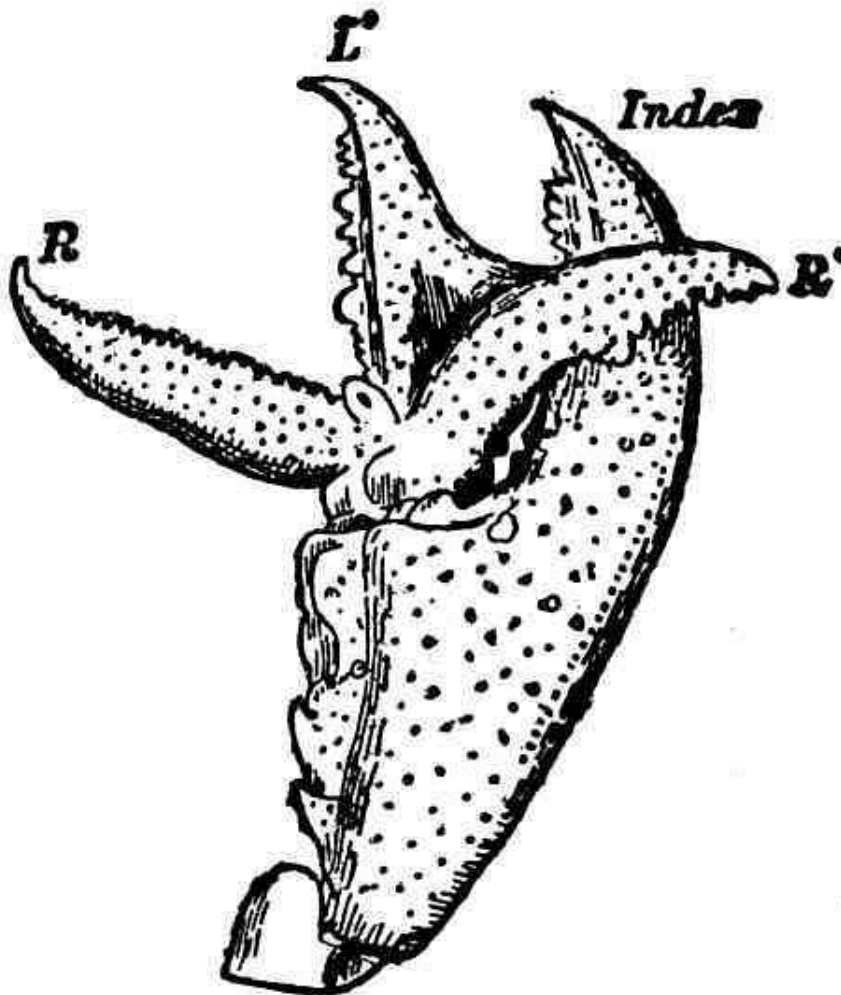


Рис. 12. Правая клешня омара с парой дополнительных дактилоподитов (по ван Бенедену). Мелкие зазубрины на R наводят на мысль, что это часть режущего когтя, хотя конечность, на которой он находится, является дробилкой.

Если эти указания надежны[9] и установлены дальнейшими наблюдениями, мы придем к выводу, что почка, которая становится дополнительной парой конечностей, не просто содержит части, соответствующие стороне, на которой она растет, но сравнима с исходной зиготической клеткой, и состоит не просто из двух половинок, а из двух половинок, дифференцированных как единое целое. правая и левая части похожи на две половины нормального тела.

Явления такого рода, вызванные увечьями или травмами, вместе с родственными наблюдениями за регенерацией проливают очень любопытный свет на природу живых существ. Для понимания природы механики живой материи и ее отношения к материи в целом они предлагают наиболее обнадеживающую линию подхода. Я особенно ссылаюсь на примеры, в которых было установлено, что часть, которая образуется после нанесения увечий, представляет собой структуру, отличную от той, которая была удалена. Термин "регенерация" был введен до того, как были открыты подобные явления, и хотя все признают его неприменимость к этим замечательным случаям, это слово все еще вводит нас в заблуждение, представляя уму неверную картину. Выражение "гетероморфозис" (Loeb) было надлежащим образом применено к различным явлениям такого рода, и Морган дал название "морфаллаксис" другой группе случаев, в которых обновление происходит путем преобразования ранее существовавшей части.[10] Но мы должны постоянно помнить, что все эти явления, которые мы знаем только как аномалии и курьезы, на самом деле должны быть примерами нормальной механики деления и роста. Условия, необходимые для их возникновения, ненормальны, но реакции, которые производит система, свидетельствуют о ее нормальном строении. Следовательно, когда, например, задний конец червя образует обратный хвост из своего срезанного конца, мы имеем доказательство того, что в нормальном организме должны быть силы, готовые вызвать этот отросток. Новая структура не является головным концом неправильной формы, поскольку, как показывает Морган, нефридиальные протоки имеют свои воронки, перфорирующие сегменты в обратном направлении. "Напряжение" роста фактически обратилось вспять.[11] Точно так же, когда у планарии ампутация тела непосредственно за головой приводит к образованию новой перевернутой головки в задней части нормальной головы, в то время как ампутация дальше назад приводит к регенерации нового хвоста, эти реакции указывают на силы, обычно присутствующие в теле планарии. Такие факты открывают обширное поле для спекуляций и исследований. Особенно важно было бы определить, где может находиться критическая область, в которой один отклик заменяется другим. Я полагаю, возможно даже, что существует некая нейтральная зона, в которой не предпринимается ни того, ни другого ответа.

Нелегко найти физические параллели феномену регенерации, и мы все еще не можем выйти за рамки эмпирических фактов. Пшибрам подчеркнул общее сходство между новым ростом ампутированной части тела животного и способом, которым разбитый кристалл восстанавливает сам себя при помещении в материнский раствор. Нельзя отрицать, что у этих двух процессов есть интересные точки сходства. Однако никогда не следует забывать, что есть одна черта, сильно отличающая их друг от друга; ибо я полагаю, что физики повсеместно признают, что все явления геометрической регулярности, которые демонстрируют кристаллы, в конечном счете зависят от форм частиц кристаллического тела. Это ни в коем случае нельзя

считать справедливым в отношении протоплазмы или ее составляющих. Определенность кристаллов также вряд ли является ориентиром по той причине, что она абсолютна и совершенна, или, другими словами, потому что такого рода регулярность вообще не может быть нарушена без изменения настолько большого, что изменяется само вещество; тогда как мы знаем, что формы живых существ способны к таким изменениям, большим и малым, что мы должны рассматривать совершенство формы, проявляющееся в симметрии или в количестве, как идеал, который будет достигнут только при отсутствии нарушений. Симметрия живых существ подобна симметрии концентрических волн в бассейне, вызванных всплеском. Идеальные круги получаются только в воображаемом случае математической однородности, но система сохраняет приблизительную симметрию, хотя и подвержена многократным деформациям.

Поскольку геометрический порядок живого тела не может быть прямой функцией материалов, он должен быть передан под какой-то более непосредственный контроль. При обновлении какой-либо части организм должен обладать способностью захватывать частицы многих разнородных видов и вращать их в нужных местах. Действие при обновлении, как и при первоначальном росте, можно сравнить — очень грубо — с действием сепаратора, который одновременно упорядоченным образом распределяет множество разнородных материалов; но в живом организме распределяемой вещью скорее должна быть *склонность* к особым материалам, а не сами материалы.

Если отбросить аналогию с кристаллами и поискать другие параллели с регенерацией, то ни одна из них не будет столь очевидной. Иногда я задавался вопросом, возможно ли провести плодотворное сравнение между обновлением частей и преобразованием волн определенных классов после уничтожения. В некоторых отношениях, как я уже говорил, в наших органических явлениях прослеживается некоторое любопытное сходство с повторениями, образуемыми волновым движением, и, хотя я допускаю, что не могу развить эти сравнения, я думаю, тем не менее, что их, возможно, стоит иметь в виду. Когда после стирания вновь образуется водоворот в потоке или рябь (более сложный случай образования вихрей) на выдуваемом песке, мы имеем пример, в котором структура восстанавливается и рост происходит не за счет состава материалов - в данном случае воды или песка, - а за счет того, как на них воздействуют посторонние силы.

Особенность фактического способа, с помощью которого восстанавливаются волнистые следы, может представлять определенный интерес в связи с нашим феноменом регенерации. Когда, например, ветер устойчиво дует над поверхностью из мелкого сухого песка, знакомые следы ряби образуются в результате нагромождения песка линиями, поперечными направлению ветра. Нагромождение происходит из-за образования вихрей, соответствующих местам неустойчивости. Когда ветер устойчивый, а песок однородный, расстояния между рябью, или длины волн, практически равны. Если, пока продолжает дуть ветер, убрать рябь мягкой щеткой, она быстро восстановится по всей площади, но я заметил, что сначала длина их волн примерно вдвое меньше, чем у ряби в ненарушенных частях системы.^[12] Нормальная длина волны восстанавливается за счет постепенного усиления чередующихся волн. Конечно, песчаная рябь на самом деле медленно движется вперед в направлении, в котором дует ветер, и в этом отношении наши живые сегментации не дают очевидной параллели, но проявления в области преобразования, и особенно разветвление старых гребней, где они соединяются с новыми, любопытным образом напоминают неравномерности сегментации, наблюдаемые в

регенерированных структурах. Ценность соображений, приведенных в этой главе, я признаю, очень мала. Максимум, что можно предъявить к ним, - это то, что механические сегментации, подобные тем, которые наблюдаются в ripple-mark или в осмотических наростах Ледюка, показывают, как под действием непрерывной силы в одном направлении могут быть произведены повторяющиеся и последовательно гомологичные деления, имеющие черты сходства, общие для тех повторений, которыми характеризуются органические формы и паттерны. Аналогия дает альтернативную картину явлений, которая за неимением еще одной истины может в некоторой степени помочь нашим мыслям. Это наводит на мысль, что ритмы сегментации могут быть следствием единой силы, определенной по направлению и непрерывно действующей во время роста. Полярность организма, таким образом, была бы выражением того факта, что эта меристическая сила определенно направляется после того, как она однажды была возбуждена, и изменение направления, наблюдаемое в некоторых продуктах регенерации, дополнительно предполагает, что оно способно быть отраженным. Эта полярность не может быть свойством материала как такового, но определяется силой, действующей на этот материал, точно так же, как полярность магнита определяется не расположением его частиц, а направлением, в котором течет ток.

Кому-то может показаться, что даже начинать подобные дискуссии - значит вступать в опасное заигрывание с виталистическими теориями. Как, могут спросить они, можно отличить какую-либо силу, способную производить химическую и геометрическую дифференциацию в теле, от "Энтелехии" Дриша? Позвольте мне признать, что в этом размышлении есть один элемент истины. Если те, кто провозглашает виталистическую веру, намереваются тем самым утвердить, что в процессах, посредством которых в организме осуществляются рост и деление, определенную роль играет упорядоченная сила, которую мы не можем сейчас перевести в термины какой-либо известной механики, то какой наблюдательный человек не является виталистом? Первый том Дриша, излагающий понятным языком позитивный вывод из фактов — особенно о регенерации, - должен донести до любого сознания яркое осознание этой истины. Если после осознания их существования будет желательно, чтобы у этих неизвестных сил порядка было название, и будет предложено слово энтелехия, единственное возражение, которое я должен сделать, состоит в том, что заимствование термина из философии Аристотеля несет в себе прямой намек на то, что мы предлагаем отнести будущее изучение проблемы к метафизике.

Виталист не отступает от этого вывода. Но я не могу найти в известных нам фактах никакого оправдания столь безнадежному курсу. Только вчера было начато изучение *Entwicklungsmechanik*, и если в нашем небольшом обзоре мы еще не увидели, как живая машина должна быть выражена в терминах естественных знаний, это слабый повод для отчаяния. Дриш резюмирует свой аргумент таким образом:[\[13\]](#)

"Мне кажется, что возможен только один вывод. Если мы собираемся объяснить, что происходит в наших гармонично-эквипотенциальных системах, с помощью причинно-следственной связи, основанной на совокупности отдельных химических факторов и событий, то *должна* существовать такая вещь, как машина. Теперь предположение о существовании машины оказывается абсолютно абсурдным в свете экспериментальных фактов. Следовательно, не может быть ни какого-либо механизма, ни какой-либо причинно-следственной связи, основанной на констелляции, лежащей в основе дифференциации гармонично-эквипотенциальных систем."

"Ибо машина, типичная для трех основных измерений пространства, не может оставаться самой собой, если вы удаляете из нее части или переставляете их по своему желанию".

К последнему пункту добавляется примечание следующего содержания:

"Здесь принимаются во внимание эксперименты с давлением и эксперименты с дислокацией; для простоты они не упоминались в основной линии наших рассуждений".

Я сомневаюсь, что какой-либо человек обладает достаточными знаниями обо всех возможных машинах, чтобы придать реальности этому утверждению. Несмотря также на поразительные результаты экспериментов по перемещению, далее могут быть выражены сомнения относительно того, были ли они опробованы в такой разнообразии или в таком масштабе, чтобы оправдать предположение, что живой организм остается самим собой, если его части переставляются по желанию. Все, что мы знаем, это то, что он может "оставаться самим собой", когда многое удалено и когда затронута значительная перестройка, а это совершенно разные вещи.

Мне вряд ли хотелось бы углубляться в область, в которой мое невежество столь велико, но, вспоминая способность вихрей восстанавливаться после частичного уничтожения или возмущения, я почти задаюсь вопросом, не являются ли они по сути машинами, которые остаются самими собой, когда их части удаляются.

Реальный прогресс в этой самой темной области вряд ли будет достигнут, пока она не привлечет внимания физиков; и хотя им, возможно, надолго придется отказаться от применения точных количественных методов, я с уверенностью предвижу, что тщательное сравнение явлений повторяемости, формирующихся в живых организмах, и различных видов сегментации, производимых механическими средствами, привело бы к важным открытиям.

ГЛАВА IV

Классификация вариаций и природа существенных факторов

Теперь мы увидели, что среди нормальных физиологических процессов феномены деления образуют узнаваемую и, по всей вероятности, естественно обособленную группу. Вариации в этих отношениях, таким образом, могут рассматриваться как составляющие особый класс вариаций в целом.

Существенные вариации имеют только одно общее свойство — отрицательное, заключающееся в том, что они не являются меристичными. Работа по их классификации и различению в соответствии с несколькими типами требует знания химии жизни гораздо более высокого уровня, чем тот, которого наука до сих пор достигла. Применительно к некоторым из простейших вариаций Гаррод ввел соответствующий термин "Химический спорт". Состояние у человека, известное как алкаптонурия, при котором моча красного цвета, обусловлено, в частности, отсутствием фермента, который разлагает выделяемое вещество, алкаптон. "Химический спорт" здесь заключается в неспособности разрушить бензольное кольцо. Теперь в нескольких случаях можно указать химическую особенность, которая отличает несколько

разновидностей окраски и является непосредственной причиной их появления. Работа мисс Уэлдейл показала, что различия в окраске могут быть вызваны отсутствием хромогенного соединения, окисление которого приводит к появлению сочных красок, различиями в полноте этого процесса окисления и процессом восстановления, который следует за окислением или, возможно, подавляет его. Более того, некоторые из этих процессов могут быть вызваны совместным действием двух тел: одного фермента, например оксигеназы, и другого вещества, рассматриваемого как перекись, выделяющего кислород, необходимый для протекания окисления. Таким образом, изменение цвета может быть вызвано добавлением или отсутствием любого из тел, участвующих в действии.

Подобные вариации или, скорее, похожие серии вариаций, несомненно, будут впоследствии идентифицированы применительно ко всем различным видам химических процессов, от которых зависят структура и функции живых существ. Идентификация этих процессов и органов, участвующих в них, приведет к реальной классификации существенных различий.

Прогнозировать линии, по которым будет проходить такая классификация, - значит заглядывать слишком далеко вперед. Тем не менее, мы можем с некоторой уверенностью ожидать, что будущий анализ выявит средиспособствующих элементов некоторые из них являются внутренними и неотчуждаемыми, а другие - внешними и дополняемыми.

Мы уже знаем, что между основными персонажами может существовать такая взаимозависимость, что распутать их будет крайне сложно. Сам факт того, что, по нашей оценке, признаки принадлежат к различным физиологическим системам, не является доказательством их фактической независимости. В качестве иллюстрации можно упомянуть окраску сока в подвоях и появление инея на листьях и стеблях, которые, как показали эксперименты мисс Сондерс, тесно связаны, так что у определенных сортов иней не возникает, если элементы, определяющие окраску сока, уже не присутствуют в отдельном растении.

Таким образом, первым шагом в классификации существенных изменений является определение того, какие из них обусловлены добавлением новых элементов или факторов, а какие вызваны упущением старых. *Априори* не существует достоверного критерия, по которому это можно было бы узнать, и только реальные эксперименты по аналитическому разведению могут дать требуемые знания. С помощью этого метода были получены некоторые очень любопытные результаты, которые проливают совершенно неожиданный свет на эти проблемы. Например, для того, чтобы развилось замечательное развитие мезобластного черного пигмента, характерного для шелковистой птицы, практически наверняка должны были произойти две различные вариации от такого вида, как *Gallus bankiva*. Я предполагаю, что это разумно, что *G. bankiva* обладает генетическими свойствами, сходными с генетическими свойствами породы Коричневый леггорн, которые использовались в экспериментах, проведенных мистером Паннеттом и мной. *Gallus bankiva* не был доступен, но коричневый леггорн очень похож на него по окраске и, вероятно, по общей физиологии своей пигментации. Оставляя в стороне различные структурные различия между двумя породами, шелковистую сразу отличают от леггорнской по тому факту, что кожа всего тела, включая морду и гребень, имеет глубокий пурпурный цвет. Морда и гребень леггорна красные, а кожа тела беловато-желтая. При осмотре обнаруживается, что фиолетовый цвет Шелковицы на самом деле обусловлен распределением темно-черного пигмента в мезобластных мембранах по всему телу. Соматоплевра, плевра, *мягкая оболочка*, дерма и в большинстве органов соединительная ткань

и оболочки кровеносных сосудов, таким образом, пропитаны черным. У ливорно такой пигментации нет. В результате тщательно разработанной серии экспериментальных спариваний мы доказали, что различие между леггорном и шелковистым заключается прежде всего в том факте, что Шелковистый обладает фактором, продуцирующим пигмент, P , которого нет в леггорне.

Это изменение, несомненно, должно было быть одним из *дополнений*. Но помимо этого есть еще одно отличие совершенно непохожего характера; бурый леггорн обладает фактором, способным частично или полностью ограничивать действие фактора, продуцирующего пигмент, P . Более того, в отношении этого фактора, ограничивающего пигмент, который мы можем назвать D , полы бурых леггорнов различаются, поскольку самец гомозиготен или DD , но самка гетерозиготна, Dd . Таким образом, для того, чтобы чернокожая порода могла развиваться из такого фактора, мы можем назвать его. для такого сорта, как Коричневый Ливорно, должно быть необходимо *как*, чтобы P добавлялся, так и чтобы D выпадал. У нас нет ни малейшего представления о процессе, посредством которого произошло любое из этих событий, но нет никаких разумных сомнений в том, что в эволюции шелковистых птиц они действительно произошли.

Мы можем ожидать, что будут обнаружены многочисленные взаимозависимости такого рода.

Прежде чем можно будет добиться какого-либо бесспорного прогресса в решении проблемы эволюции, необходимо, чтобы мы приобрели некоторые реальные знания о генезисе того класса явлений, которые составили предмет предыдущей главы. До тех пор, пока процесс деления остается совершенно загадочным, мы не можем составить никакого представления, даже самого туманного, о природе живых организмов или о ближайших причинах, определяющих их формы, и тем более мы не можем пытаться ответить на те отдаленные вопросы о происхождении и судьбе, которые составляют предмет размышлений философа. Отнюдь не в духе догматизма я рискнул указать направление, в котором я ищу решение, хотя мне нечего предложить. Вполне возможно, что прежде чем будет достигнуто какое-либо решение, необходимо сначала расширить наши знания о природе неорганической материи. Возможно, нам еще долго придется останавливаться, но, тем не менее, нам следует подготовиться к использованию любых средств продвижения, которые могут быть предложены, тщательно разведав местность, по которой нам предстоит пройти. Реальная трудность, которая блокирует наш прогресс, заключается в незнании природы разделения, или, используя более общий термин, повторения.

Давайте обратимся к более знакомой проблеме причин вариации. Теперь, поскольку вариация состоит в такой же степени из меристических изменений, как и из изменений субстанции или материала, существует один большой круг проблем причинности, от которых мы пока полностью отрезаны. Мы ничего не знаем о причинности разделения, и у нас едва ли есть наблюдение, эксперимент или предположение, касающиеся причин, с помощью которых могут быть изменены меристические процессы.

О том, каким образом вызываются вариации в основном составе организмов, у нас почти так же мало реальных свидетельств, но мы начинаем понимать, в чем должны заключаться такие вариации. Эти изменения должны происходить либо путем добавления, либо потери факторов.

Мы не должны упускать из виду тот факт, что, хотя факторы действуют посредством выработки ферментов, тел, на которые эти ферменты могут воздействовать, и промежуточных веществ, необходимых для завершения действия ферментов, все же сами эти тела вряд ли могут быть генетическими факторами, но следствиями их существования. Что же тогда представляют собой сами факторы? Откуда они берутся? Как они становятся неотъемлемыми частями организма? Откуда, например, взялась присущая Белому леггорну способность разрушать — возможно, уменьшать — пигмент в его перьях? Эта способность теперь является несомненным достоянием породы, присутствует во всех ее зародышевых клетках, мужских и женских, принимая участие в их симметричном делении, и передается в равной степени всем, насколько это возможно в протоплазме или любом другом атрибуте породы. Из организма птицы важнейшее и эффективное вещество, по всей вероятности, может быть выделено подходящими способами, точно так же, как это может быть сделано с гликогеном печени. Но даже когда это извлечение будет завершено и восстановленный орган выделен, мы узнаем не больше, чем знали до этого, о способе, которым птице была передана способность производить его, равно как и о том, каким образом стенки ее кровеносных сосудов приобрели способность образовывать фибриновую закуску.

Именно тогда, когда масштабы подобных соображений полностью осознаются, мы осознаем бессмысленность традиционного подхода, которому обычно подвергается проблема причин вариаций. В качестве "причин" были предложены изменение окружающей среды, химический ущерб, различия в поставках продуктов питания, температуре, влажности и тому подобное. Допуская, как мы должны это сделать, что изменения могут быть вызваны — обычно торможением развития — путем подвергания живых существ изменениям в этих отношениях, как мы можем предположить хотя бы в малейшей степени вероятным, что при таком обращении микробам могут быть приданы очень точные, новые способности к адаптации? Сообщения о наблюдаемых положительных генетических последствиях, сравнимых с теми, о которых я упомянул, время от времени становятся актуальными. Я думаю, мы должны относиться к ним с большим сомнением. Насколько мне известно, лишь немногие из них когда-либо были подтверждены, хотя следует потребовать четкого и неоднократного подтверждения, прежде чем мы вообще позволим себе опираться на такие доказательства. В следующей главе некоторые из этих случаев будут рассмотрены более подробно.

Ни в одном классе случаев передача приобретенного признака на первый взгляд не представляется столь вероятной, как в тех, где способность сопротивляться атаке патогенного организма приобретается при жизни зиготы. Более того, обладание такой способностью является отличием, сравнимым с теми, которые отличают разновидности и виды. Это происходит из-за выработки в крови специфических веществ, которые пронизывают всю жидкость. Это развитие является как раз одной из тех "адекватных реакций на стимулы", на которые натуралисты, склонные рассматривать адаптацию как прямое следствие влияния окружающей среды, могли бы наиболее охотно ссылаться в качестве иллюстрации своих взглядов. И все же все свидетельства определенно не в пользу предположения о наследовании приобретенной силы сопротивления. Такие изменения, которые можно заметить в вирулентности атак на последующие поколения, легче всего рассматривать как результат уничтожения более восприимчивых штаммов и, возможно, в какой-то мере вариаций в самих вторгающихся организмах, "приобретенного характера" совершенно иного значения.

Специфическое "антитело", возможно, было продуцировано в ответ на раздражитель болезни, но способность продуцировать его без этого специального раздражителя заложена в зародышевых клетках не больше, чем пигмент. Все, что они несут, - это *способность производить* антитела при применении стимула.

Если бы мы могли представить себе организм, подобный одному из тех, из-за которых может возникнуть заболевание, который фактически включается в систему своего хозяина, образуя составную часть его зародышевых клеток и участвуя в симметрии их делений, мы имели бы нечто аналогичное случаю вида, который приобретает новый фактор и выделяет доминирующую разновидность. Когда мы рассматриваем явление в этом свете, мы осознаем неясность проблемы. Появление рецессивных разновидностей сравнительно легко понять. Все, что подразумевается, - это отсутствие составляющей. Как именно осуществляется это упущение, мы не можем предположить, но не очень трудно предположить, что из-за какой-то механической неисправности при делении клетки энергия может быть потеряна. Такое изменение путем распаковки или анализа ранее существовавшего комплекса, хотя и необъяснимо, не является немыслимым. Но откуда берутся новые доминанты? Независимо от того, воображаем ли мы, что они созданы в результате какой-либо перестройки или другого изменения внутри организма, или пытаемся ли мы представить их как результат допущения чего-то извне, мы сталкиваемся с одинаково безнадежными трудностями.

Загадочность происхождения доминанты возрастает, когда осознается, что едва ли существует какой-либо недавний и достоверный отчет о подобном событии, произошедшем под критическим наблюдением, который может быть взят за основу для обсуждения. Литература по садоводству, например, изобилует предполагаемыми случаями, но я не думаю, что кто-то может привести иллюстрацию, совершенно свободную от сомнений. Такие свидетельства обычно позволяют заподозрить, что растение было либо интродуцировано в результате какой-то случайности, либо что оно возникло в результате скрещивания с ранее существовавшим доминантом, либо что своим происхождением оно обязано стечению взаимодополняющих факторов. Однако почти только в медицинской литературе имеются многочисленные свидетельства о спонтанном возникновении у человека различных аномальных состояний, которые обычно проявляются как доминанты, и в подлинности некоторых из них не может быть никаких сомнений.

Когда мы знаем, что такие состояния, как наследственная катаракта или различные деформации пальцев, являются доминирующими, мы признаем, что эти состояния должны быть обусловлены добавлением какого-то элемента к конституции нормального человека. В коллекциях родословных, относящихся к таким патологическим доминантам, обычно можно найти предполагаемые примеры возникновения заболевания *de novo*. Мало того, что эти записи встречаются с такой частотой, что их нельзя с легкостью списать на ошибки, но из общих соображений должно быть очевидно, что, поскольку эти пороки развития не характерны для нормального человечества, они должны были появиться в какой-то момент времени. Непрофессиональный читатель, возможно, не будет так сильно впечатлен этой трудностью, как мы. Он привык считать происхождение *любого* нового персонажа столь же загадочным, но как только доминанты отделяются от рецессивов, проблема приобретает новый аспект. Таким образом, появление высоких художественных способностей, будь то как признак расы или как спорадическое явление у детей родителей, лишенных таких способностей, не очень удивительно, поскольку мы совершенно уверены, что эта способность является рецессивной

из-за потери контролирующего или тормозящего фактора; но *de novo* происхождение брахидактильных пальцев у ребенка нормальных родителей имеет совершенно иную природу и должно указывать на действие какой-то новой специфической причины.

Применимость таких доказательств к общей проблеме эволюции может быть с некоторой долей правдоподобия поставлена под сомнение; но есть очевидное значение в том факте, что именно среди этих патологических проявлений мы встречаемся с явлениями, наиболее напоминающими спонтанное возникновение доминирующих факторов, и я не могу рассматривать подобные родословные, не вспоминая афоризм Вирхова о том, что каждая вариация обязана своим возникновением некоторой патологической случайности. В процессе эволюции домашней птицы, если *Gallus bankiva* действительно является родительской формой всех наших пород, должно было быть добавлено по меньшей мере полдюжины новых факторов. У *банкивы*, например, нет фактора для розового гребня, гребня в горошек, за исключением перьев или различных доминирующих типов темного оперения. Откуда все это взялось? Я думаю, ни в коем случае нельзя исключать, что какие-то другие дикие виды, ныне вымершие, принимали участие в формировании домашней птицы. Мне действительно кажется невероятным, что тяжелые породы произошли от *банкивы*. Как в отношении домашних рас домашних птиц, голубей, так и некоторых других форм, вера в происхождение в период человеческой цивилизации от одного простого примитивного дикого вида кажется на балансе вероятностей ненадежно обоснованной, но, допуская что-то для множественности происхождения, мы все еще далеки от требуемого количества факторов. В наших одомашненных породах существуют элементы, которые, как мы можем с уверенностью сказать, появились с тех пор, как они попали в неволю. Такими элементами у домашней птицы являются преобладающая белизна, дополнительный носок, оперение на ноге, завитки и т.д., Так что даже гипотетическое расширение ареала происхождения лишь незначительно облегчает проблему.

Следовательно, так или иначе, мы должны признать, что доминирующие факторы действительно возникают. Создаются ли они в результате внутренних изменений или, что, как мне кажется, не совсем исключено, они проникают извне, этому нет никаких доказательств. Если бы было доказано, что они проникают извне, подобно патогенным организмам, нам пришлось бы объяснить тот удивительный факт, что они с довольно большим постоянством распределяются по половине гамет гетерозиготы.

По мере того, как природа доминант становится все более ясной, становится все труднее сделать какое-либо правдоподобное предположение относительно их возможного происхождения. С другой стороны, происхождение рецессивной разновидности в результате потери фактора - это процесс, который так легко представить, что мы скорее удивляемся тому, что это явление наблюдается не намного чаще. Какая-то ошибка в точном выполнении механического процесса деления приводит к тому, что какой-то фактор упускается из виду, и потеря подтверждается появлением рецессивной разновидности в каком-то последующем поколении.

В соответствии с этим представлением фактов мы обнаруживаем, что, как и у наших одомашненных животных и растений, разнообразие рецессивов может проявиться в течение умеренно короткого периода, и что когда возникают вариации, они часто возникают не поодиночке. Ознакомьтесь с историей культуры душистого горошка, *Primula Sinensis*, *Primula obconica*, *Nemesia strumosa* и многими подобными примерами, в которых вариации, когда они

появились, были в изобилии. Нельзя слишком часто подчеркивать тот факт, что в подавляющем большинстве этих примеров существенных вариаций при одомашнивании, а также существенных вариаций в естественном состоянии изменение произошло путем пропусков, а не добавления. Возьмем, к примеру, случай с картофелем, в котором было зарегистрировано так много спонтанных почковидных вариаций, что Ист после тщательного изучения свидетельств недавно заявил о своем убеждении, что все они имеют такую природу, и это мнение может быть распространено на многие другие группы случаев, будь то почковидная или семенная вариация. Морган делает тот же вывод в отношении многих разновидностей, которые он изучал у *дрозофилы*.

У душистого горошка, формы, которая вне всякого подозрения была скрещена с чем-либо другим и, несомненно, произвела все множество типов, которыми мы теперь обладаем, путем вариаций от одного дикого вида, есть только один признак современных типов, который можно с какой-либо вероятностью отнести к фактору, первоначально не входившему в состав компонентов дикого вида. Это волнистый край, столь характерный для сортов "Спенсер"; ибо скрещивание между типом с гладкими краями и типом с волнистостью нередко дает промежуточный тип. Тем не менее, практически нет сомнений в том, что это просто несовершенство доминирования гладкого края, и мы можем быть уверены, что любое растение, гомозиготное по гладкому краю, вообще не будет иметь волны. Следовательно, вполне возможно, что даже появление оригинального волнистого типа, графини Спенсер, было связано с потерей одного из факторов гладкости края в какой-то момент в истории Душистого горошка.

В случае с примулой китайской (*Primula Sinensis*) один доминирующий фактор появился в наше время, вероятно, самое большое за последние шесть лет. Это фактор, который вызывает подавление желтого глаза, давая начало любопытному типу, известному как "Королева Александра". Эксперименты мистера Р. П. Грегори доказали, что это была совершенно определенная доминанта, и элемент, ответственный за это развитие, несомненно, является дополнением к исходному ингредиенту-свойствам, которыми был наделен этот вид. К сожалению, как это бывает почти в каждом подобном случае, происхождение этой важной новинки, по-видимому, утеряно. Однако его поведение при скрещивании с различными другими типами является поведением простого доминанта, дающего обычное соотношение 3:1. Следовательно, нет никаких реальных сомнений в том, что он возник в результате определенного добавления нового фактора, поскольку, если бы это был просто случай появления нового признака, созданного комбинацией двух ранее существовавших взаимодополняющих факторов, мы должны были бы ожидать, что при самооплодотворении королевы Александры соотношение 9:7 было бы довольно распространенным результатом, чего на практике не наблюдается.

У *Энотерии* Гейтс^[1] наблюдал появление в большом посеве около 1000 *энотерийных грибов*, у одной особи, имеющей значительно больше красного пигмента в чашечке, чем обычно у *грибов*. Весь гипантий в цветках этого растения был красным вместо зеленого, как у *рубринервиса*, и все чашелистики были красными в стадии бутона, за исключением небольших зеленых участков у основания. Этот тип вел себя как доминирующий над *рубринервисом*, но пока чистопородная особь найдена не была. По общему признанию, отличия этого растения от вида *rubrinervis* можно представить как одно из степеней, хотя в серии существует очень ощутимый разрыв между новой формой, которую Гейтс называет "*рубрикаликс*", и самым

красным *рубринервом*, встречающимся в его культурах. Это, безусловно, должно быть признано новой доминантой. Гейтс, как я считаю, справедливо рассматривает различие между *rubrinervis* и *рубрикаликсом* как количественное, и то же замечание применимо к некоторым другим типам, отличающимся количеством антоцианина, который они производят. Я не понимаю аргумента, который вводит Гейтс, о том, что разница между такими количественными типами не может быть представлена в терминах присутствия и отсутствия. Мы вполне привыкли к тому факту, что у кролика одноцветный окрас отличается от типа с голландской маркировкой. Эти два типа отличаются способом, который мы можем обоснованно рассматривать как количественный. Несомненно, возможно, что однотонный тип содержит ингредиент, который позволяет цвету распространяться по всему телу, но, я думаю, возможно, легче рассматривать голландский тип как форму, в которой отсутствует часть цвета. Об этом можно говорить в терминах, которые я использовал, как о *стадии вычитания* цвета. Следуя аналогичному методу, мы можем рассматривать *рубрикаликс* как дополнительный этап в изменении цвета. Тот факт, что скрещивания между *rubrinervis* или *рубрикаликсом* и *Lamarckiana* дают смесь типов в F_1 , я думаю, не показывает, как заявляет Гейтс, что здесь работает какая-либо система, к которой неприменим факторный или менделевский анализ; но этот вопрос может быть более уместно обсужден в связи с другими проблемами, возникающими в связи с поведением видов *Oenothera* при их скрещивании.

Я, однако, чувствую, что каким бы интересным ни был этот случай, мы не можем вполне удовлетворительно обсуждать его как иллюстрацию *нового* происхождения доминирующего фактора. Разница между новизной и типом является количественной, и вполне разумно думать, что такая разница вызвана каким-то "патологическим происшествием" при делении клетки.

Следует признать, что признание различия между доминантными и рецессивными признаками создало очень серьезное препятствие на пути любой рациональной и конкретной теории эволюции. В то время как вариации всех видов можно было рассматривать как проявления какой-то таинственной нестабильности организмов, эта трудность не приходила в голову эволюционистам. Для большинства из тех, кто принимал участие в генетическом анализе, это стало постоянной навязчивой идеей. Что касается происхождения рецессивных вариаций, то здесь, как мы видели, особых трудностей нет. Они отрицательны и обусловлены отсутствием, но как только становится понятно, что доминанты вызваны дополнением, мы совершенно не можем объяснить их происхождение, поскольку мы не можем предположить какой-либо источник, из которого они могли быть получены. Точно так же, как когда в его районе вспыхивает брюшной тиф, ответственный за здравоохранение врач наверняка знает, что бацилла брюшного тифа каким-то образом занесена в этот район, так и мы знаем, что когда в ходе эволюции домашних пород возникли первые доминирующие белые птицы, каким-то образом фактор доминирующей белизны попал в птицу или, по крайней мере, в одну из ее зародышевых клеток. Откуда это взялось, мы не можем догадаться.

Независимо от того, обращаемся ли мы к внешнему миру или к какой-либо перестройке внутри самого организма, перспектива найти источник таких новых элементов одинаково безнадежна.

Оставляя этот фундаментальный вопрос в стороне, поскольку обсуждать его пока совершенно бесполезно, мы находимся на надежном основании, предвидя, что будущая классификация существенных вариаций, которую вскоре должны сделать возможными генетические исследования, будет основана на ссылке на способы действия нескольких факторов. Будет

видно, что некоторые из них оказывают свое действие путем окисления, некоторые - путем восстановления, некоторые - путем образования веществ различных типов, сахаров, ферментов, активаторов и так далее. Таким образом, можно ожидать, что отношение разновидностей друг к другу и к типам, от которых они происходят, будет выражено в терминах определенных синтетических формул. Очевидно, что в течение неопределенного времени это будет невозможно сделать на практике более чем для нескольких видов и признаков, особенно поддающихся экспериментальной проверке, но как только применимость такого подхода будет в целом понята, влияние на систематику должно быть немедленным и глубоким, поскольку природа проблемы, наконец, станет ясной, и, хотя идеал может оказаться недостижимым, его значимость нельзя отрицать.

Примечание. С некоторым колебанием я разрешаю опубликовать эту главу в том виде, в каком она была напечатана год назад, но, передавая ее для печати после этого перерыва, я считаю необходимым привлечь внимание к возможной аргументации, которая до сих пор не приводилась.

Во всех наших обсуждениях мы считали оправданным заявлять, что доминирование какого-либо персонажа указывает на то, что присутствует какой-то фактор, который отвечает за формирование этого персонажа. Там, где нет определенного доминирования и гетерозигота имеет промежуточную природу, мы не сможем определить, с какой стороны данный фактор присутствовал, а с какой отсутствовал. Таким образом, степень доминирования становится решающим критерием, по которому мы различаем наличие факторов. Но следует четко осознавать, что в любом данном случае аргумент может быть с безупречной логикой перевернут. Мы уже распознали случаи, когда из-за присутствия сдерживающего фактора характер может быть подавлен, и чисто символически мы могли бы применить ту же концепцию подавления к любому примеру какого бы то ни было факторного влияния. Например, мы говорим, что поскольку у двух нормальных людей нет детей с брахидактилией, у этих ненормальных людей должен быть какой-то фактор, вызывающий модификацию. Наш вывод основан на наблюдаемом факте, что модификация является доминирующей. Но может случиться так, что нормальные люди гомозиготны по какому-то фактору N , который предотвращает появление брахидактилии, и что у любой гетерозиготы, Nn , по этому ингибирующему фактору может появиться брахидактилия. Аналогично, круглый горох, о котором мы говорим, содержит R , фактор, который придает этому свойству округлость, без которой его семена были бы сморщенными. Но здесь мы знаем, что морщинистое семя на самом деле имеет сложные крахмальные зерна, и что гетерозигота, хотя внешне и достаточно круглая, занимает промежуточное положение по этому крахмальному признаку. Если бы мы решили сказать, что составность зерен обусловлена фактором S и что для того, чтобы семена сморщились, необходимы две его дозы, я не знаю доказательств, которыми такой тезис можно было бы фактически опровергнуть. Следует признать, что такое рассуждение кажется порочным; но когда мы рассматриваем чрезвычайные трудности, с которыми сталкиваются любые попытки постичь способ происхождения нового доминирующего фактора, мы обязаны помнить, что существует другая линия аргументации, которая полностью устраняет эту трудность. В случае с глазком "Александра" у *Primula* или красной чашечкой у *Oenothera* Гейтса,

переворачивая рассуждения, принятые в тексте, мы можем видеть, что только у *Primula*, гомозиготной по желтому глазку, может развиваться желтизна и что требуются две дозы фактора для *rubrinervis*, чтобы предотвратить покраснение этой части растения.

Мы можем пойти дальше и распространить этот способ рассуждения на все случаи генетической изменчивости и, таким образом, представить их все одинаковыми как результат потери факторов, присутствующих в исходном комплексе. До тех пор, пока мы не сможем распознавать факторы более прямыми способами, чем это обеспечивается восприятием их последствий, это сомнение не может быть окончательно устранено. Для всех практических целей символического выражения мы все еще можем продолжать использовать в нашем анализе принятые до сих пор способы репрезентации, но мы не должны только на основании их очевидной порочности отказываться признать, что указанная здесь аргументация может когда-нибудь оказаться обоснованной.

ГЛАВА V

Теория мутаций

Когда с мыслями, предложенными в предыдущей главе, мы рассматриваем проблему Эволюции в целом, надежда в настоящее время на построение хотя бы мысленной картины этого процесса ослабевает почти на грани исчезновения. Нам остается только удивляться, что так недавно люди в целом, будь то ученые или непрофессионалы, были так легко удовлетворены. Наше удовлетворение, как мы теперь видим, было основано главным образом на невежестве.

Каждое конкретное эволюционное изменение должно представлять собой определенное событие в построении живого комплекса. Это событие может быть нарушением в меристической системе, проявляющимся в изменении частоты повторений или в распределении дифференцировки между ними, или, опять же, это может быть химическое изменение, добавляющее или удаляющее какой-либо фактор из общей суммы.

Если будет предпринята попытка применить эти концепции к реальному ряду родственных видов, сложность проблемы будет такова, что разум придет в ужас. Идеи, которые абстрактно воспринимаются и принимаются с легкостью, меркнут перед конкретным случаем. Легко представить, как Человек произошел от *амебы*, но мы не можем составить правдоподобное предположение о том, как произошли *Veronica agrestis* и *Veronica polita* - либо один из другого, либо оба из общей формы. Мы даже не имеем представления о том, по каким ступеням Серебристая птица-виандотта спустилась с *Gallus Bankiva*, и мы едва ли можем даже поверить, что это произошло. Вайандот отличается огромными размерами, розовым гребнем, серебряной шнуровкой, ручным характером и высокой яйценоскостью. Приручаемость и высокая яйценоскость, вероятно, достаточно рецессивны, и хотя мы не можем догадаться, как были утрачены соответствующие доминирующие факторы, не очень трудно представить, что они были каким-то образом утрачены. *Нодоминирующими* являются розовый гребень и серебристый цвет. Большой вес также проявляется в крестах с Леггорнами, но нам не нужно

сразу делать вывод, что это зависит от простого доминирующего фактора, потому что большой размер крестовин может быть следствием самого креста и может зависеть от других элементов.

В настоящее время ни одна известная нам дикая птица не обладает этими качествами. Можем ли мы предположить, что некоторые вымершие дикие виды обладали ими? Если да, можем ли мы снова сделать то же предположение во всех подобных случаях? От этого мало пользы, поскольку у нас остается еще одна проблема: откуда эти исчезнувшие дикие виды приобрели этих доминантов? Предположения такого рода помогают не больше, чем некогда знаменитая гипотеза о происхождении живых существ - о том, что, возможно, они попали на землю на метеорите. Распаковка исходного комплекса, потеря различных элементов и рекомбинация ранее существовавших материалов - все это может быть использовано в качестве источников специфического разнообразия. Несомненно, диапазон открывающихся таким образом возможностей велик. В нем даже будет рассмотрено огромное количество реальных примеров, которые на практике служат иллюстрациями особого различия. Индийский скальный голубь с синим крестцом может вполне обоснованно рассматриваться как географически обособленная рецессивная форма нашей собственной *Columba livia*, поскольку, как показал Стейплс-Браун, белый крестец у *livia* обусловлен доминирующим фактором. Различные степени надрезанности листьев индийского хлопка, как говорит Лик, широко использовались в качестве средства классификации. Вызванные таким образом различия весьма примечательны, и, взятые вместе с различиями в поведении, будь то симподиальные или моноподиальные, различные комбинации точек различия достаточно отчетливы, чтобы оправдать любого ботаника при выделении значительного числа видов на основании только их одних. Тем не менее, работа Лика далеко продвинулась в доказательстве того, что все эти формы представляют собой повторные комбинации очень небольшого числа факторов. Классический пример *Primula Sinensis* и ее многообразных рас на самом деле надолго стал настоящим руководством для систематиков относительно реальных взаимосвязей видов. То, что они действительно сделали это, было вызвано не ошибкой в суждении или в принципе, а просто отсутствием того расширенного знания физиологической природы конкретных случаев, которое, как мы теперь знаем, является первостепенной необходимостью.

Но охватит ли такой анализ все или даже большинство обычных случаев видового разнообразия между ближайшими союзниками? Откладывая проблему взаимосвязей более крупных подразделений как совершенно недоступную современному пониманию, можем ли мы предположить, что в целом близкородственные виды и разновидности представляют собой различные следствия присутствия или отсутствия аллеломорфных факторов в их нескольких комбинациях? Трудность получения положительного ответа заключается в том факте, что в большинстве примеров, в которых удалось провести селекционные эксперименты с целью проверки этого вопроса, встречается большая или меньшая стерильность. Однако там, где такой стерильности не наблюдается, как, например, при скрещивании, произведенном Э. Бауром между видами *Antirrhinum*, есть все основания полагать, что вся масса различий может и в конечном итоге будет выражена в терминах обычных менделевских коэффициентов. Баур, например, скрещивал такие непохожие виды, как *Antirrhinum majus* и *molle*, формы, отличающиеся друг от друга почти всеми особенностями организации.^[1] Поколение F₂ от этого скрещивания представляет удивительно пестрый набор типов, которые, если бы их встретили в природе, можно было бы легко описать как множество различных видов. Тем не менее, все они плодотворны, и нет ни малейшей трудности поверить, что все они могут быть сведены к терминам факторного анализа.

Если принять во внимание осложняющие последствия бесплодия, есть ли что-нибудь, что мешает нам предположить, что такие хорошие виды, как *вероника* или любой другой род, включающий четко определенные формы, не могут быть родственны подобным образом? Я не знаю ни одной причины, на которую можно было бы указать как на окончательное исключение такой возможности. Тем не менее, с некоторой долей правдоподобия выдвигалось предположение, что хорошие виды различаются по *группам* отличительных признаков, тогда как, если бы они действительно были связаны, как члены менделевского семейства F_2 , мы должны были бы ожидать найти не группы признаков в ассоциации, а скорее серии форм, соответствующих наличию или отсутствию интегральных факторов, составляющих группы признаков. Я недостаточно хорошо разбираюсь в систематической работе, чтобы быть в состоянии с уверенностью решить, какой вес следует придавать этому соображению. Некоторый вес это, безусловно, имеет, но я пока не могу рассматривать это как фатальное возражение против применения факторных концепций в широком масштабе. Можно напомнить, что нам больше не составляет труда предположить, что различия всех классов могут быть вызваны наличием или отсутствием факторов. Например, сначала казалось, что такие признаки, как форма листа, могут быть слишком тонкими и сложными, чтобы их можно было свести к ограниченному числу факторов. Но сначала работа Грегори над *Primula Sinensis* показала, что несколько очень разных типов листьев связаны друг с другом самым простым способом. В этом конкретном примере промежуточные продукты настолько редки, что ими можно пренебречь, но впоследствии Шулл, рассматривающий такой сложный пример, как *Капселла*, и Лик в отношении хлопка, обеих форм, в которых промежуточные продукты встречаются в изобилии, показали, что применима простая факториальная схема. Поэтому нам не нужно, в крайнем случае, сомневаться в том, что, если бы было возможно изучить различные формы плодов, обнаруженных в кабачках, с помощью действительно всесторонних селекционных тестов, даже этот чрезмерный полиморфизм в отношении структурных особенностей был бы аналогичным образом сведен к факторному порядку.

Следует также всегда помнить, что в огромном числе случаев близкородственные формы, которые различны, занимают различную почву. Более того, каким бы ни был из множества доступных механизмов, которые в конечном итоге могут быть достигнуты, ясно, что природе очень часто удается предотвратить скрещивание между различными формами до такой степени, что возникновение этого явления является редкостью в естественных условиях. Факты, я думаю, могут быть справедливо обобщены в утверждении, что виды в целом различны и не переходят друг в друга, и что различия между ними обычно таковы, что могут быть вызваны присутствием, отсутствием или взаимной комбинацией групп менделевских факторов; но того, что они вызваны таким образом, доказательств пока недостаточно, чтобы доказать это более чем в очень немногих случаях.

Альтернатива, будь она прямо заявлена, состоит не в том, чтобы возвращаться к точке зрения, ранее столь широко распространенной, согласно которой различия между видами возникли в результате накопления мелких или незаметных различий. Чем дальше мы продвигаемся в нашем анализе, тем более неадекватной и несостоятельной становится эта концепция эволюционных изменений. Если различия между видами не возникли в результате добавления или утраты факторов по одному за раз, тогда мы должны предположить, что изменения были произведены еще большими шагами, и должны быть задействованы вариации, включающие группы признаков.

То, что изменения этого последнего порядка на самом деле являются теми, в результате которых возникают виды, - это точка зрения, с которой де Фриз познакомил нас в своих работах по теории мутаций. Поскольку мутации могут заключаться в меристических изменениях многих видов и в потере факторов, нет необходимости повторять, что у нас есть множество свидетельств их частого возникновения. То, что они также могут возникать реже в результате добавления фактора, в который мы, я думаю, вынуждены верить, хотя пока доказательства почти полностью косвенные, а не прямые. Доказательства возникновения тех мутаций более высокого порядка, в результате которых создаются новые виды, характеризующиеся несколькими отчетливыми признаками, гораздо менее убедительны, и после наилучшего изучения записей, которые я смог сделать, я нахожу себя неуверенным. Предполагаемые факты, по-видимому, допускают другие толкования.

Наиболее известными и лучше всего изученными примерами являются, конечно, формы *Oenothera*, выведенные де Фриз из *Oenothera Lamarckiana* при обстоятельствах, хорошо известных всем читателям генетической литературы. Каким бы ни было истинное значение этих экстраординарных "мутаций", не может быть никаких сомнений в том огромном интересе, который им придают, и в том историческом значении, которое они надолго сохраняют. Помимо этих соображений, становится все более и более очевидным, что в своих особенностях они представляют собой иллюстрации физиологических явлений, имеющих важнейшее значение для изучения генетики в целом.

Де Фриз обнаружил, как хорошо известно, что *Oenothera Lamarckiana* выделяет растения, непохожие на себя. Эти мутационные формы относятся к нескольким отчетливым и узнаваемым типам, которые повторяются, и некоторые из них размножаются правильно с момента своего первого появления. Очевидная трудность, которая, по моему мнению, должна заставить нас в настоящее время не желать принимать эти случаи за доказательство происхождения новых видов путем мутации, заключается в том, что у нас пока нет уверенности в том, что появление новых форм не является результатом рекомбинации факторов, подобных тем, которые можно наблюдать у стольких поколений растений, полученных в результате скрещивания многих генетических элементов. Первый вопрос заключается в том, что такое *Oenothera Lamarckiana*? Является ли оно само по себе растением гибридного происхождения? На этот фундаментальный вопрос пока не дано удовлетворительного ответа. Все попытки найти его в диком виде в Америке потерпели неудачу. Он существовал в Европе во второй половине восемнадцатого века. Откуда она взялась, до сих пор неизвестно, но точка зрения о том, что она возникла в Европе и, возможно, в Париже, кажется в целом наиболее вероятной. Этот вопрос обсуждался Макдугалом, Гейтсом и Дэвисом. От исторических источников мало что можно ожидать дальнейшего освещения. Те, кто поддерживает идею гибридного происхождения, рассматривают *Oenothera biennis* как одного из предполагаемых родителей. Было высказано предположение, что другим родителем был вид под названием *grandiflora*, недавно вновь открытый на реке Алабама. Дэвисом были проведены эксперименты, чтобы выяснить, можно ли получить *Lamarckiana* искусственным путем путем скрещивания этих двух видов. Результаты, полученные к настоящему времени, показали, что, хотя таким образом были получены растения, по различным параметрам приближающиеся к *Lamarckiana*, ни одно из них в точности не соответствует этой форме. Дэвис, на которого следует сослаться для получения полного отчета о текущем состоянии исследования, указывает, что существует множество штаммов *biennis* и что ни в коем случае не исключено, что при использовании других из этих штаммов можно добиться еще более близкого приближения. Ни одно из искусственных

произведений Дэвиса пока не воспроизводит ничего истинного, как это делает *ламаркиана* в целом. Однако в таком случае, когда задействовано несколько персонажей, этого, пожалуй, вряд ли следует ожидать.

Одна особенность *энотерий* очень любопытна. Не только *Lamarckiana*, но и все родственные виды, насколько мне известно, содержат значительную долю плохих и сморщенных пыльцевых зерен. Это, несомненно, верно как для видов, обитающих в диком состоянии, так и для культивируемых. У меня была возможность убедиться в этом лично в Соединенных Штатах. Никто, глядя на пыльцу *энотеры*, не усомнится в том, что она была взята с какого-то гибридного растения, демонстрирующего частичную стерильность. С другой стороны, трудно предположить, что многие, возможно, все "виды" рода на самом деле являются гибридами, и многие из них размножаются по существу правильно. Я рассматриваю это постоянное присутствие плохих пыльцевых зерен как признак того, что генетическая физиология *энотеры* в некотором роде ненормальна, и, как мы сейчас увидим, есть несколько других признаков, указывающих в том же направлении.

Обсуждение всей серии явлений становится чрезвычайно трудным, во-первых, из-за реальной природы материала. Характеристики многих типов, которые назвал де Фриз, уклончивы. Некоторые из этих видов, например, *гигас*, *нанелла*, *альбида*, *бревистилиси*, возможно, еще несколько, очевидно, достаточно ясны, но у нас пока нет достаточно точных рисунков и описаний, которые позволили бы читателю точно оценить особенности огромного числа форм, которые сейчас необходимо рассмотреть в любой попытке получить всеобъемлющее представление обо всей массе фактов. Также не подлежит сомнению, что формы подвержены большим вариациям просто из-за почвы и культурных влияний.

Тот факт, что до сих пор не было найдено ни одного менделевского анализа, применимого к этой группе *энотерий* в целом, возможно, в значительной степени объясняется тем фактом, что до недавнего времени такой анализ серьезно не предпринимался. Следуя системе, которую он принял до повторного открытия менделизма или, во всяком случае, до разработки этого метода анализа, де Фриз свободно применял имена к особым комбинациям символов и почти никогда не проводил факторный анализ. Прежде чем мы сможем продвинуться намного дальше, необходимо предпринять попытку. Она может потерпеть неудачу, но мы должны точно знать, где и как возникает эта неудача. Есть несколько указаний на то, что такое распознавание факториальных символов могло быть осуществлено каким-то образом. Например, высота, размер цветков, сморщивание листьев, хрупкость стеблей, возможно, даже красные полосы на стеблях и плодах и многое другое - все это признаки, которые могут зависеть, а могут и не зависеть от различных факторов, но если такие признаки действительно передаются неразрешенными группами, следует тщательно определить ограничения для этих групп. Свободное использование названий для нескольких форм, а не для персонажей, в значительной степени способствовало углублению неясности, которая скрывает весь предмет.

Я не хочу сказать, что эти *энотерии* следуют простой менделевской системе. Все, что мы знаем о них, показывает, что здесь возникают любопытные сложности. Один из них, вероятно, самый важный из всех, недавно был признан самим де Фриз, а именно, что у определенных видов признаки, присущие женским и мужским зародышевым клеткам одного и того же растения, явно различаются. Не может быть никаких сомнений в том, что дальнейшие исследования выявят родственные явления во многих неожиданных местах. Первый пример, в котором было

доказано существование такого положения вещей, - это Акции, исследованные мисс Сондерс.[2] Путем длительного анализа ей удалось установить в 1908 году тот факт, что если растение *Маттиола* относится к тому вечно спортивному виду, который дает большую долю двуцветковых растений среди своего потомства (произведенного самооплодотворением), то яйцеклетки такого растения смешанного типа, но пыльца того же растения однородна. Некоторые яйцеклетки обладают двумя факторами, определяющими одиночество, но некоторым из них не хватает одного или обоих этих факторов. Однако все пыльцевые зерна являются рецессивными и не содержат ни одного из этих факторов. Другими словами, яйцеклетки смешанные, "одиночные" и "двойные", в то время как все пыльцевые зерна "двойные". То же самое верно и в отношении фактора, отличающего "белые", или бесцветные, пластиды от пластид кремового цвета у *Маттиолы*: яйцеклетки представляют собой смесь "белых" и "кремовых" цветов, в то время как все пыльцевые зерна "кремовые", то есть рецессивные. Позже, в том же 1908 году, де Фриз[3] сообщил о замечательном случае, который будет подробно рассмотрен впоследствии. Это относится к некоторым *энотериям*, гетерозиготным по карликовости, у которых (стр. 113) семяпочки были смешанными, хвостиками и карликами, в то время как пыльца вся карликовая.

Снова в *ГИПЕРССЫЛКЕ* *Petunia*[4] работа показала, что существует несколько похожее положение вещей, но с той замечательной разницей, что, хотя яйцеклетки смешанные, одиночные и двойные, пыльцевые зерна все *одиночные*, а именно: доминантные. Все *петунии*, которые были исследованы до сих пор, находились в таком состоянии, включая некоторые, которые в ботанических садах считаются оригинальными видами. Пока неизвестно, находятся ли настоящие дикорастущие растения из их естественной среды обитания в таком же состоянии, но это ни в коем случае не невероятно. Этот случай можно сравнить с мотыльком *Abraxas grossulariata*, изученным Донкастером и Рейнором, у которого все самки гетерозиготны, или мы можем почти сказать "гибриды" *grossulariata* и разновидности *lacticolor*. Точно так же мы можем сказать, что, по крайней мере, садовые петунии гетерозиготны в отношении одноплодности. Доказательством этого, конечно, является то, что при оплодотворении пылью двойников они выбрасывают смесь двойников и одиночек. Заявления, опубликованные де Фриз относительно поведения нескольких *энотерий*, свидетельствуют о том, что у них должна быть в чем-то схожая организация. На основании имеющихся данных все еще совершенно невозможно построить последовательную схему, которая представляла бы все явления в их взаимосвязи, и среди фактов есть несколько, которые, как окажется, кажутся взаимоисключающими. Первое указание на то, что у *Oenotheras* могут быть либо смешанные семяпочки, либо смешанная пыльца, проявляется в том факте, что *Lamarckiana* и несколько ее "мутантов", используемых в качестве самцов, с несколькими другими формами в качестве самок, дают смешанное потомство. Например, де Фриз (1907) обнаружил, что

двулетний ♀× *Lamarckiana* ♂

двулетний *cruciata* можно ♀× *Lamarckiana* ♂

***muricata* ♀× *Lamarckiana* ♂**

двулетний ♀× *rubrinervis* ♂

двулетний *cruciata* можно ♀× *rubrinervis* ♂

все они представляют собой смесь двух различных видов, которые он называет *лаэта* и *велютина*, состоящую примерно из равного количества каждого. Из-за того факта, что эти две

формы образуются в ассоциации, де Фриз назвал эти формы "гибридами-близнецами", что не является удачным обозначением, поскольку невозможно представить, что при их производстве задействован какой-либо вид двойничества. Различие между этими двумя, по-видимому, значительное: *улаеты* листья более широкие, ярко-зеленого цвета и плоские, с небольшим количеством пыльцы, в то время как у *велютины* листья более узкие, серовато-зеленые, более волосистые и бороздчатые, с большим количеством пыльцы.

Далее мы сталкиваемся с замечательным фактом, что эти две формы, *лаэта* и *велютина*, размножаются в соответствии со своими соответствующими типами и не воспроизводят родительские типы среди своего потомства в результате самооплодотворения. Это утверждение должно быть квалифицировано в двух отношениях. Когда *muricata* ♂ оплодотворяется *brevistylis*, образуются формы *laeta* и *velutina*, но каждая из них впоследствии выбрасывает сокращенную форму как рецессивную (de Vries, 1907, с. 406). Можно вспомнить, что предыдущие публикации де Фриза уже показали, что короткий стиль *brevistylis*, одного из "мутантов" *Lamarckiana*, обычно ведет себя как рецессивный (Теория мутаций, II, стр. 178 и др.).....

Также, когда *нанелла*, карликовый "мутант" из *Lamarckiana* используется в качестве самца у *muricata* в качестве самки, образуются *лаэта* и *велютина*, но только одна из них, а именно *велютина*, впоследствии дает карликов при самооплодотворении. Говорят, что выброшенные таким образом карлики составляют около 50% семей, в которых они встречаются (де Фриз, 1908, с. 668). Тот факт, что две формы, *laeta* и *velutina*, образуются в результате многочисленных спариваний, в которых *Lamarckiana* и ее мутант *rubrinervis* используются в качестве самцов, полностью подтверждается Хонингом, который провел обширные исследования по этому вопросу. Внимательно прочитав его статью, я не смог понять основной смысл аргумента о "двойной природе" *Lamarckiana*, который он основывает на этих результатах, но я полагаю, что каким-то образом показано, что *лаэта* особенно присуща природе *Lamarckiana*, в то время как *велютина* является формой *рубринервиса*. Документ содержит много записей, которые будут полезны при последующем анализе этих форм.

Прежде чем рассматривать возможное значение этих фактов, мы должны иметь в виду следующее и наиболее новое из недавних достижений в области знаний о генетических свойствах *энотерий*. В предыдущем заявлении мы касались результатов использования самой *Lamarckiana* или одного из ее "мутантов" *rubrinervis*, *brevistylis* или *nanella* в качестве самца у одного из видов *biennis* или *muricata*. Новые эксперименты касаются скрещивания двух видов *biennis* и самих *muricata*.

Де Фриз обнаружил:

1. Что реципрокные гибриды этих двух видов различались, *biennis* × *muricata* производили один тип F₁, а *muricata* × *биенис* - другой. Каждый F₁ больше походил на отца, чем на мать.
2. Что каждый из полученных таким образом гибридов хорошо размножается при самооплодотворении.
3. Что если мы говорим о гибриде от *biennis* × *muricata* как о *ВМ*, а о реципрокном - как о *МВ*, то

ВМ × МВ

дает исключительно потомство типа *биеннис*, но это

МБ × БМ

дает исключительно потомство типа *muricata*. Очевидно, помимо всех разногласий относительно значения "мутантов" *ламаркианы*, мы имеем здесь ряд наблюдений первостепенной важности.

Тот факт, что реципрокные скрещивания дают постоянно разные результаты, должен быть принят как указание на то, что мужская и женская стороны одного, если не обоих, родителей различны в отношении признаков, которые они несут. Таково мнение де Фриза, и, я думаю, он приходит к правильному выводу, что данные всех экспериментов показывают, что и *biennis*, и *muricata* находятся в этом состоянии, имея один набор признаков, представленных в их пыльцевых зернах, а другой - в семяпочках. Растения действительно размножаются, но их соматическая структура составлена из двух наборов элементов, которые передаются им соответственно с материнской и отцовской сторон. Эта возможность существования видов, у которых самцы действительно принадлежат к одной форме, а самки - к другой, является той, которая, как было очевидно из первого объявления об открытии менделевского разделения, может быть обнаружена реализованной в природе.[5]

Oe. biennis и *muricata* были взаимно скрещены друг с другом и с рядом других видов, и поведение каждого из них при использовании в качестве матери неизменно отличалось от его поведения при использовании в качестве отца. Де Фриз, очевидно, обоснован результатами этой серии экспериментов, утверждая, что "билд", как он это называет, или состав мужской и женской сторон этих двух видов, *biennis* и *muricata*, различны. Однако на основании имеющихся у нас доказательств невозможно составить совершенно четкое представление о каждом из них, и до тех пор, пока не будут опубликованы подробности, читатель, не знакомый лично с материалом, может лишь следовать общему ходу аргументации. Для более полного понимания абсолютно необходим надлежащий анализ признаков с четким указанием того, как они распределены между несколькими типами и скрещиваниями. По словам де Фриза, самка *биенниса* обладает группой признаков, которые он определяет как "коника", намекая на форму цветочных бутонов. Помимо конических почек, к этой группе признаков относятся несовершенное развитие древесины, что делает растение очень подверженным атакам *botrytis*, и сравнительно узкие листья.

Самка *muricata* обладает группой признаков, которые он называет "*frigida*", и, хотя это не совсем четко указано в определении этого типа, следует сделать вывод[6], что ее характеристиками считаются большой рост, сильное развитие древесины со сравнительной устойчивостью к *botrytis* и широкие листья.

Признаки, присущие мужским частям обоих видов, в целом таковы, что они различаются внешне. Например, листья *Oe. biennis* сравнительно широкие и ярко-зеленые, в то время как листья *muricata* гораздо более узкие и сизовато-зеленые, и я понимаю, что де Фриз рассматривает эти свойства как вклад мужской стороны в каждом конкретном случае и как переносчики мужских клеток каждого вида. Предположение относительно *biennis* и *muricata* близко к концепции, часто высказываемой натуралистами в прежние времена (например, Линнеем) и нередко поддерживаемой селекционерами в наши дни, что внутреннее строение заложено матерью, а внешнее - отцом.

С другой стороны, считается, что потомство каждого вида, используемое в качестве матери, обладает в основном признаками материнского "Bild", но дело, естественно, осложняется введением признаков со стороны отца, и именно здесь особенно важно, что представленное описание в настоящее время неудовлетворительно и неубедительно. Однако, по-видимому, нет серьезных сомнений в том, что *biennis* и *muricata*, каждый по своему внешнему виду, проявляют в целом признаки, которые соответственно несет их пыльца, и что признаки, переносимые их семяпочками, во многих отношениях различны.

The *Типы*, таким образом, являются "гибридами", которые размножаются истинно. Результатом их скрещивания каждым способом снова являются "гибриды", которые размножаются истинно. Следует помнить, что в предыдущих случаях де Фриз сформулировал общее правило, согласно которому *виды-гибриды* размножаются правильно, но помеси, выведенные путем скрещивания *разновидностей*, этого не делают. Один из таких случаев был процитирован[7] в качестве иллюстрации этого принципа, а именно: *muricata* × *biennis*. Основания для этого общего утверждения всегда казались мне недостаточными, и с дальнейшими знаниями, которые предоставляют новые свидетельства, мы можем надеяться, что, когда будет проведен надлежащий факторный анализ типов, мы обнаружим, что феномен постоянного гибрида будет легко приведен в соответствие с системами происхождения, уже разработанными для таких случаев, как у подвоев, и другими, уже упомянутыми.

При дальнейшем обсуждении этих фактов де Фриз высказывает предположение, которое кажется мне невероятным. Поскольку, например, яйцеклетки *muricata* обладают определенной группой признаков, отсутствующих на мужской стороне, и, наоборот, пыльца обладает признаками, отсутствующими на женской стороне, он склонен рассматривать *плохие пыльцевые зерна* как носители недостающих элементов мужской стороны и делать вывод, что аналогичным образом должны быть дефектные семяпочки, представляющие недостающие элементы женской стороны. В поддержку этой точки зрения не приводится никаких соображений, кроме простого факта, что признаки, присущие мужчине и женщине, непохожи, тогда как это больше соответствовало бы предвзятому мнению, если бы в каждом из них были представлены одни и те же наборы комбинаций - как в обычном менделевском случае. Пока еще нет ни одного случая, когда было бы достоверно показано, что отсутствие какого-либо определенного класса гамет связано с недостаточной жизнеспособностью, хотя, конечно, есть случаи, когда определенные классы зигот не выживают из-за дефектного телосложения (например, альбиносы из *Antirrhinum*, изученные Бауром, и гомозиготные желтые мыши). Я скорее склонен предположить, что в этих примерах истинного размножения гибридов мы обнаружим положение вещей, сравнимое с тем, к которому мы ранее применяли термины "сцепление" и "отталкивание". В этих случаях определенные из возможных комбинаций факторов встречаются в игровом ряду с особой частотой, находясь в избытке, в то время как гамет, представляющих другие комбинации, сравнительно немного. В недавней статье, посвященной этим случаям, профессор Паннетт и я показали, что эти любопытные результаты варьируются в зависимости от того, каким образом факторы сгруппированы у родителей. Если *A* и *B* являются двумя факторами, которые проявляют эти явления, мы обнаруживаем, что игровой ряд двойной гетерозиготы отличается в зависимости от того, получена ли комбинация путем скрещивания $AB \times ab$ или путем скрещивания $AB \times aB$. В нормальном менделевском случае форма F_1 , $AaBb$, производит гаметы AB, Ab, aB, ab в равных количествах; но в этих особых случаях те гаметы, которые содержат

		Игровая серия			# гамет	# зигот
	AB	AB	ab	AB	в серии	в серии
	1	(n-1)	(n-1)	1	2H	4H ²
<i>частичного отталкивания</i>	{ 1	31	31	1	64	4096
от зиготы	{ 1	15	15	1	32	1024
формы	{ 1	7	7	1	16	256
ав × ав	{ 1	3	3	1	8	64
	1	1	1	1	4	16
	{ 3	1	1	3	8	64
<i>частичное соединение</i>	{ 7	1	1	7	16	256
от зиготы	{ 15	1	1	15	32	1024
формы	{ 31	1	1	31	64	4096
ав × ав	{ 63	1	1	63	128	16384
	{ (n-1)	1	1	(n-1)	2H	4H ²
	Природа		зиготических	серий		
	AB	Ab	aB	ab		
<i>Частичное отталкивание</i>	{ 2n ² +1	n ² -1	n ² -1	1		
из зиготы	{ 2049	1023	1023	1		
формы	{ 513	255	255	1		
Ab × aB	{ 33	15	15			
9	3	1			{	
41	7 7	9		9		
<i>Частичное сцепление</i>	{ 177	15	15	49		
из зиготы	{ 737	31	31	225		
формы	{ 3009	63	63	961		
AB × ab	{ 12161	127	127	3969		
	{ (3n ² -(2n-1)	(2n-1)	(2n-1)	n ² -(-1)		

the родительских комбинаций больше. Это превышение почти наверняка соответствует системе, указанной в прилагаемой таблице. В общих выражениях n - это половина числа гамет, необходимого для функционирования всей системы. Теперь, если мы представим, что половые факторы вовлечены вместе с другими соответствующими факторами в такие отношения, как это, мы получим систему распределения, приближающуюся к той, что обнаружена у *biennis* и

muricata. Разница в обратных величинах представлена не таким уж невероятным образом. Пока нельзя сказать, что более редкие члены в ряду вообще образованы, а возможно, и нет. Как мы указывали в нашем обсуждении этих явлений, специфическое распределение факторов в этих случаях следует понимать как означающее, что плоскости деления на некоторой критической стадии сегрегации определяются по отношению к родительским группам факторов, или, другими словами, что вся система имеет полярность, и что распределение факторов по отношению к этой полярности отличается в соответствии с группировкой факторов в гаметах, которые объединились при оплодотворении для получения растения. Последующая пролиферация клеток, представляющих определенные комбинации, затем привела бы к избытку несущих их гамет. Я предполагаю, что именно в подобном ключе мы впоследствии найдем интерпретацию любопытных фактов, открытых де Фризом, хотя очевидно, что должен быть проведен длительный курс экспериментов и анализа, прежде чем будет достигнута какая-либо определенность. Работа должна быть начата с тщательного изучения влияния какого-либо отдельного фактора, например, вызывающего более широкий лист у *biennis*, и мы можем надеяться, что изучение *Oenothera* надлежащими аналитическими методами больше откладываться не будет.

Теперь мы должны вернуться к отношениям *лазты* и *велютины*. Следует помнить, что эти две формы часто образуются, когда *Lamarckiana* или одно из его производных используется в качестве самца, и самой неожиданной чертой в их поведении является то, что обе *размножаются верно по своим основным характеристикам, при самооплодотворении*. Если бы только один из них был выведен истинным, то этот случай, ввиду приблизительного численного равенства двух типов, было бы трудно интерпретировать на обычных линиях, но поскольку оба вида являются истинными, должно быть ясно, что работает какая-то совершенно особая система разделения. Что это может быть, невозможно определить на основании фактических данных, но, имея перед собой результаты экспериментов *биенис-муриката*, естественно подозревать, что здесь нам, возможно, снова придется признать процесс распределения различных факторов между мужской и женской сторонами в *лаэте* и *велютине*. То, что какая-то такая система действует, становится более вероятным из нового факта, который де Фриз констатирует при описании группы признаков, которые он называет *conica*, а именно, что этот тип такой же, как у *велютины*.

Есть много побочных наблюдений, записанных как де Фриз, так и другими, которые имеют отношение к проблемам, но они пока не укладываются в целостную схему. Например, мы пока не можем представить образование *laeta* и *velutina* из различных видов, оплодотворенных *Lamarckiana* ♂. То, что это не связано с каким-либо особым свойством, связанным с пылью *Lamarckiana*, показано тем фактом, что вид под названием *Hookeri* дает *laeta* и *velutina* при обоих реципрокных скрещиваниях с *Lamarckiana* (de Vries, 1909, стр. 3), а также аналогичным фактом, что *Lamarckiana*, оплодотворенная пылью особой расы *биенисов*, названной *biennis Chicago*, выделяет те же типы. Прежде чем можно будет с пользой обсудить эти очень сложные явления, необходимо предоставить сведения об индивидуальности различных используемых растений. Эта критика применима ко многим работам, недавно опубликованным де Фризом, поскольку, как мы теперь хорошо знаем, растения, к которым применимо одно и то же название, могут сильно отличаться по генетическому составу.

Следует также обратить внимание на одну любопытную серию парадоксальных результатов. Когда карликовый "мутант" из *Lamarckiana*, которого де Фриз называет "*нанелла*", используется

в качестве отца *namuricata*, F₁ состоит из *лаэты* и *велютины* примерно в равных количествах. Обе формы размножаются в соответствии со своими особыми характеристиками, но *велютина* выбрасывает карликов своего типа, в то время как *лаэта* карликов не выбрасывает. Последующее изучение свойств этих видов привело к некоторым замечательным выводам, и именно при изучении этих растений де Фриз впервые наткнулся на феномен различия между факторами, переносимыми мужскими и женскими клетками одного и того же растения, состояние, которое было недавно обнаружено у подвоев в результате исследований мисс Сондерс. Детали очень примечательны. Во-первых, у нас есть тот факт, что *muricata* ♀× карликовая *нанелла* ♂дает около 50%. *лаэта* и около 50%. *велютина*.

Что касается *Велютины*, было показано, что:

	Количество голов, процентов.	карликов, в процентах.
1. <i>Велютина</i> отдала себя	38	62
{ <i>Велютина</i> ♀× карлица <i>нанелла</i> ♂дала	39	61
♂2. { do. × do. дал	49	51
{ do. × do. ♂производное от <i>велютины</i> дало	43	57
3. Карлики × <i>велютина</i> ♂дал	—	все карлики

Три эксперимента, взятые вместе, доказывают, как говорит де Фриз, что семяпочки *velutina* смешанные, мелкие и карликовые, и что вся пыльца карликовая. Состояние почти такое же, как и у Запасов. Можно также отметить, что в подвоях избыток яйцеклеток "двойного" типа, примерно от 9 до 7 яйцеклеток "одинарного" типа, но де Фриз считает, что у *velutina* два типа яйцеклеток, вероятно, равны по количеству. Цифры (169: 231) скорее предполагают некоторое превышение значений рецессии, возможно, 9: 7, и этот момент заслуживает дальнейшего изучения.

Что касается *лаэты*, то при самооплодотворении *карликов* не образовалось, но во всех остальных отношениях она вела себя почти точно так же, как *велютина*. Семяпочки, очевидно, представляют собой смесь таллов и карликов, и независимо от того, были ли они оплодотворены карликами или пыльцой *velutina*, которая, как уже доказано, полностью карликовая, результат был устойчивым на 50%. из таллов и 50 процентов. из карликов. Пыльца *лаэты*, используемая на карликах, не дает ничего, кроме карликов, и в трех сериях таких экспериментов было получено 226 карликов.

Таким образом, мы сталкиваемся с этой трудностью. Поскольку яйцеклетки *лаэты*, очевидно, смешанные, черенки и карлики, а пыльца, используемая на карликах, дает всех карликов, почему самооплодотворение не дает смешанного результата, черенков и карликов, вместо всех черенков? Де Фриз рассматривает результат самооплодотворения как показывающий реальную природу пыльцы и заявляет, что это все таллы, в то время как он описывает поведение той же пыльцы, используемой на карликах, заявляя, что в этих комбинациях доминирует карликовый характер. Мне это не кажется естественной интерпретацией. Я бы расценил пыльцу *лаэты* как идентичную пыльце *велютины*, а именно карликовой, и я подозреваю, что сложность на самом деле возникает из-за поведения *лаэты* при самооплодотворении. До тех

пор, пока не будет проведен надлежащий анализ, в котором будут зафиксированы личности различных использованных лиц, дальнейшее обсуждение невозможно.[8]

Другие результаты сложного рода, связанные с получением *лаэты* и *велютины* вместе с третьей формой, были опубликованы де Фриз в его статье "Тройные гибриды". К ним также применима та же критика. Некоторые наблюдения, по-видимому, поддаются простому факториальному представлению, а другие противоречат друг другу.

Рассматривая работу над "*Энотерой*" в целом, мы постоянно видим в ней проблески порядка, которые в дальнейшем все еще блокируются трудностями и очевидными несоответствиями. Через такую стадию прошли все успешные исследования в области сложного факторного анализа, и я не вижу оснований предполагать, что при применении более строгих методов этот более сложный набор задач окажется неспособным к аналогичным решениям. Возвращаясь к первоначальному вопросу, можем ли мы утверждать, что в *энотере* мы видим особый одновременный вывод новых видов в реальном процессе создания, будет очевидно, что, хотя взаимосвязь нескольких типов все еще так мало изучена, такое утверждение не имеет адекватной поддержки. Верно, что многие из "мутантов" *Lamarckiana* вполне могут сойти за виды, но это в равной степени верно и для многих новых комбинаций ранее существовавших факторов, как мы видели в *Primula Sinensis* и других случаях. Еще менее можно допустить, что эти факты неопределенного значения служат оправданием концепции, которая сыграла заметную роль в схеме *Теории мутаций*, а именно, что существуют особые периоды мутаций, когда родительский вид обладает особыми генетическими свойствами. В заключение: впечатление, которое эти свидетельства наиболее определенно оставляют в сознании, состоит в том, что дальнейшее обсуждение влияния, которое *энотерии* могут иметь на проблему эволюции, следует отложить до тех пор, пока мы не получим результаты тщательного анализа, примененного к ограниченной части области. При таком анализе следует особенно помнить, что теперь у нас есть новый ключ к разгадке хорошо установленного факта, что генетический состав мужских и женских половых клеток одного и того же индивидуума может быть совершенно разным. Когда с учетом этой возможности поведение типов будет пересмотрено, я ожидаю, что многие трудности будут устранены.

Помимо свидетельств *Энотеры*, которые, как мы видели, все еще неоднозначны, я не знаю значительного массива фактов, подтверждающих тот особый взгляд на мутацию, который провозгласил де Фриз. Доказательств вариации или, если угодно, мутации в отношении какого-либо одного признака или в результате рекомбинации предостаточно; но об этой одновременной вариации в нескольких независимых отношениях, которой де Фриз особенно приписывает происхождение новых специфических типов, я знаю только случайные записи, которым еще предстоит подвергнуться процессу критики.

Помимо "*Теории мутаций де Фриза*" и "*Видов и разновидностей*", основными публикациями, относящимися к предмету поведения *энотериев*, являются следующие: (Появилось много других работ, касающихся, в частности, цитологии форм.).....

Дэвис Б. М.

Генетические исследования *энотерии*, I. Амер. Нац., XLIV, 1910, стр. 108.

Генетические исследования *энотерии*, II. Там же., XLV, 1911, стр. 193.

Гейтс Р. Р.

Аналитический ключ к некоторым сегрегатам Энотеры.

Двадцатый ежегодный отчет Ботанического сада Миссури, 1909.

Исследования изменчивости и наследуемости пигментации уэнотерий.

Ztsch. f. Abstammungslehre, 1911, IV, стр. 337.

Хонинг, Дж. А.

Двойник энотеры Ламаркинской.

Ztsch. f. Abstammungslehre, 1911, IV, стр. 227.

Макдугал, Д. Т. (совместно с А. М. Вейлом, Г. Х. Шуллом и Дж. К. Смоллом).

Мутанты и гибридыэнотерий.

Публикация Института Карнеги, № 24, 1905.

Макдугал Д. Т., Вейл А. М., Шалл Дж. Х.

Мутации, вариации и взаимоотношения энотерий.

Публикация Института Карнеги, № 81, 1907.

де Фриз Х.

Об атавистической изменчивости у *Oenothera cruciata*.

Бык. Торри Клаб, 1903, Т. 30, с. 75.

О близнецовых гибридах,

Бот. Gaz., Vol. 44, 1907, p. 401.

Ueber die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*.

Ber. Deut. Bot. Ges., 1908, XXVI, a, стр. 667.

Bastarde von *Oenothera gigas*. Там же., стр. 754.

О тройных гибридах. *Бот. Gaz.*, 1909, Vol. 47, p. 1.

Ueb. doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *Oenothera muricata* L.

Biol. Cbltt., 1911, XXXI, p. 97.

Zeijlstra, H. H.

Oenothera nanella de Vries, eine krankhafte Pflanzenart.

Biol. Cbltt., 1911, XXXI, стр. 129.

Примечание.

С момента написания этой главы были сделаны два особо важных вклада в изучение проблем энотерии. Первый - это Хериберт-Нильссон.^[9] Автор начинает с критического анализа доказательств интерпретации природы мутантов де Фриз. В целом эта критика развивается в русле, подобном тем, что были очерчены в предыдущей главе, и завершается, как и я, выводом о том, что главная причина, по которой факторный анализ был объявлен неприменимым к мутантамэнотеры, заключается в том, что до сих пор никто не приступил к этому анализу правильным образом. Он также сам положил ценное начало такому анализу и приводит веские

доказательства в пользу того, что, по крайней мере, наличие красных прожилок зависит от определенного фактора, который также влияет на размер определенных частей растения. Далее он утверждает, что многие различия между мутантами носят количественный характер. С большим правдоподобием он предполагает, что система кумулятивных факторов, которую Нильсон-Элле обнаружила в случае пшеницы (впоследствии прослеженная Востоком в отношении кукурузы), может действовать также в этих *энотериях*. Согласно этой системе, несколько факторов, обладающих сходной силой, могут сосуществовать у одного и того же человека и вместе оказывать кумулятивный эффект. Таким образом, был бы дан простор для получения любопытных и, казалось бы, нерегулярных чисел, которые так часто регистрируются в "мутирующих" семьях.

Еще одно замечательное наблюдение, касающееся скрещиваний *muricata* и *biennis*, было опубликовано Гольдшмидтом.^[10] Он обнаружил, что при образовании этого скрещивания женское пронуклеус не принимает участия в развитии зиготической клетки, но что когда входит мужское пронуклеус, женское пронуклеус отталкивается и дегенерирует. Как заметил де Фриз, реципрочные гибриды в каждом случае очень похожи на отца ("*старк патроклин*"), следствие, которое находит естественное объяснение в феномене, свидетелем которого был Гольдшмидт. Результаты последующих вязок также могут быть легко интерпретированы в том же ключе. Признаки материнских признаков, тем не менее, упоминаются де Фриз, и если отчет Гольдшмидта о цитологии подтверждается, их, предположительно, следует отнести к влиянию материнской цитоплазмы. Очевидно, что эта новая работа открывает направления, представляющие исключительный интерес. Предложенная мной выше интерпретация, вероятно, должна быть пересмотрена. Различие между мужскими и женскими клетками этих типов, несомненно, может быть в конечном счете факторным, но трудно рассматривать такое различие как созданное дифференциальным распределением обычных факторов.

ГЛАВА VI

Вариативность И Локальность

Во всех дискуссиях о способах эволюции феномен географического распределения признавался первостепенно важным. Сначала возник общий вопрос: согласуются ли факты распределения с Доктриной происхождения? Я полагаю, что все натуралисты теперь согласны с тем, что они, таким образом, последовательны, и что, хотя некоторые очень любопытные и пока необъяснимые случаи еще предстоит объяснить, распределение животных и растительной жизни на поверхности земли во многом соответствует тому, что мы могли бы ожидать в результате процесса происхождения с модификацией. Переходя от этого общего признания к более частному вопросу, благоприятствуют ли факты распространения одной специальной концепции способа продвижения эволюции, а не другой, отметим, что согласия пока достигнуто не было. Вряд ли можно оспаривать одну выдающуюся особенность, а именно то, что за длительной изоляцией обычно следуют большие или меньшие изменения в изолированной популяции. Группы индивидов, которые по разным причинам лишены возможности свободного смешения с другими группами, почти всегда проявляют особенности, но, с другой стороны, космополитические типы, распространяющиеся на обширных

территориях, в целом однородны или почти однородны по всему своему распространению. Примеры этих двух категорий будут знакомы всем натуралистам. Барьерами для общения могут быть моря, пустыни, прерии, горные цепи или обстоятельства гораздо менее очевидного характера, которые изолируют столь же эффективно. Местная единица не обязательно является островом, районом или областью особого геологического образования, но может, как известно каждому коллекционеру, быть долиной, прудом, ручьем, "отмелью" в море, группой деревьев, группой скал в заливе или определенным участком земли на склоне горы. Все великие группы представляют собой примеры таких особо изолированных форм. Ботаник хорошо их знает; конхолог, энтомолог, орнитолог и изучающий морскую флору и фауну - все они одинаково осведомлены о том, что особые разновидности или особые виды происходят из особых мест и ниоткуда больше. В одном примечательном случае сезон появления явно действует как изолирующий барьер. *Tephrosia bistortata* - маленькая геометрическая моль, имеющая два выводка, появляющихся в *марте* и *июле* соответственно. Он тесно связан с *T. crepuscularia*, которая появляется в *мае* и *июне*. Исходя из того факта, что отдельные экземпляры нельзя с полной уверенностью отнести к тому или иному из двух, многие считали, что это один вид. Тем не менее, в целом они представляют собой достаточно четкие различия. Некоторые населенные пункты имеют только одну форму, но в нескольких лесах они сосуществуют. Эксперимент показал, что их можно скрещивать и что помеси могут размножаться *между собой* и по крайней мере с одним из родительских стад.[1] Наблюдалось некоторое снижение фертильности, но, возможно, не большее, чем обычно наблюдается при разведении диких форм в неволе. В таком случае едва ли можно сомневаться в том, что различие этих двух форм в местах, где они сосуществуют, поддерживается сезонной изоляцией.

Точно так же, как последствия изоляции проявляются в самых разных формах жизни, они также могут влиять на самые разнообразные особенности организации, такие как размер, цвет, скульптура, форма или количество частей. У ленивцев (*Choloepus*) географические расы различаются количеством шейных позвонков - или, другими словами, распределением позвоночной дифференцировки. Географические расы *кистудо* различаются количеством когтей и фаланг.[2]

На Шетландских островах самцы *Hepialus humuli* (Моли-призрака) не отличаются резко по окраске от самок, как в других местах, но в той или иной степени напоминают их.[3] Такие самцы не встречаются в других населенных пунктах, и даже на других шотландских островах они нормальные. На острове Вайджиу обратное явление наблюдалось у *Phalanger maculatus*. Обычно самец окрашен в белый цвет, а самка без пятен, но в Вайджиу самки окрашены так же, как и самцы.[4]

Доктор У. Д. Миллер указал мне на следующую поразительную иллюстрацию. *Euphonia elegantissima*, поскольку она встречается в Мексике и Центральной Америке, имеет два пола, сильно отличающихся друг от друга. У самца нижняя часть тела оранжевая, а верхняя - темно-индигово-синяя, с ярко-бирюзово-голубой головой и шеей. У самки, за исключением головы, ярко-оливково-зеленая. Форма, в которой полы дифференцированы аналогичным образом, существует в Порто-Рико и известна как *E. Sclateri*. Но на многих других островах Вест-Индии репрезентативный "вид" (*E. flavifrons*) имеет два пола, очень похожих на самку *E. elegantissima*. Эта форма встречается на Антигуа, Барбадосе, Сент-Винсенте и Гваделупе, образцы из которых есть в Британском музее. В остальном все три так называемых вида очень похожи.

В роде *Pyrrhulagra* (*Loxigilla*), на который обратил мое внимание мистер Аутрам Бэнгс, встречается несколько различных и альтернативных вариантов. Род насчитывает множество местных видов, встречающихся на различных островах Вест-Индии. Для этих видов характерны различия в размере, цвете и форме клюва. Окрасы имеют узкую гамму, бывают черными или сероватыми, с каштановыми отметинами на голове и горле или без них. На большинстве островов самцы в целом окрашены в полностью черный цвет, а самки отчетливо серые. Таким образом, они встречаются в Сан-Доминго, Ямайке, Багаме и на большинстве Малых Антильских островов. В Порту-Рико мы встречаем особенность в том, что куры почти такие же черные, как самцы (Риджуэй описывает черный цвет кур как немного менее насыщенный). Эта форма называется *portoricensis*. Более крупный вид, известный как *grandis*, такой же окраски, обитает на Сент-Китсе. Тогда, напротив, на Барбадосе *оба пола* тускло-черновато-серого цвета, как и куры Малых Антильских островов в целом.

Местные виды *Agelaius* демонстрируют столь же причудливые различия. *A. phoeniceus* - широко распространенный вид, обитающий на большей части Северной Америки. Самец черный с красно-оранжевыми полосами на крыльях, но самка чем-то напоминает дроздовидную. На острове Порто-Рико есть форма под названием *ксантомус*, у которого *оба пола* похожи на самцов материка. Аналогичный вид под названием *humeralis*, также имеющий мужской вид обоих полов, обитает на Кубе. На острове Куба, как ни странно, также есть особый вид под названием *assimilis*, у которого самка вся тускло-черная, хотя самец похож на материковый тип.

Точно так же местные расы могут различаться в отношении изменчивости. *Argynnis paphia*, серебристая пятнистость, на большей части своего распространения имеет только одну женскую форму. В английском Нью-Форесте вторая женская форма, *valesina*, сосуществует с обычной самкой *paphia*. Но в южных долинах Альп самка *валезины* встречается гораздо чаще, и действительно, в некоторых местностях, где этот вид распространен в изобилии, я не видел ни одной самки *paphia* за много дней сбора.

Жук *Gonioctena variabilis* служит иллюстрацией аналогичного явления, затрагивающего мужской пол. В 1894 и 1895 годах я изучал любопытные цветовые вариации этого вида, особенно в окрестностях Гранады, а мистер Донкастер десять лет спустя повторил наблюдения на том же месте и также собирал насекомое в других местах на юге Испании. Различия нелегко передать словами, и читателя отсылают к цветной табличке, прилагаемой к моей статье.^[5] Существенным фактом является то, что у самцов надкрылья обычно *красные с черными пятнами*, а у самок по большей части зеленовато-серые с черными полосками. В некоторых населенных пунктах значительное меньшинство самцов очень похоже на женский тип, будучи идентичными по цвету и отличаясь только структурными различиями. В двух населенных пунктах Гранады я обнаружил, что доля таких самцов совершенно различна. В долине Дарро около 38%. (в 718 году) принадлежали к этому женскому типу, но на холмах высотой около 300 футов их было всего 19%. (в 3230 экземплярах) были похожи на самок. В Кастильехо, недалеко от Толедо, я не нашел такого самца среди 75 особей.

Мистер Донкастер собрал данные из нескольких населенных пунктов, особенно из двух районов недалеко от Малаги, расположенных примерно в 5 милях друг от друга. В одном из них самцы, похожие на самок, были, как обычно, в меньшинстве, но в другом их было на самом деле в большом избытке, составляя около 81 процента. на 173 снимках. Донкастер обнаружил сомнительный признак того, что состав населения меняется в зависимости от сезона, что

вполне возможно, но наиболее интересно отметить, что в моем основном населенном пункте по прошествии десяти лет он обнаружил пропорции почти такие же, как и у меня в тот же сезон, где у меня было 19 процентов. из собранных им самцов, похожих на самок, 16%. Кроме того, в других отношениях его статистика очень близко соответствовала моей.[6]

Различные формы *Heliconius erato* хорошо известны энтомологам. Они разительно отличаются по цвету сильных гребнеобразных отметин на заднем крыле, которые могут быть красными, желтыми, зелеными или синими. В различных частях ареала в Южной Америке иногда сосуществуют два, а иногда и три из этих различных видов.[7]

Распространение разновидностей *Noctua castanea* характерно для широкого круга случаев. Форма, которая считается нормальной для данного вида, имеет красные передние крылья. По словам Татта, она практически ограничена Великобританией и Германией. Другая распространенная форма, *neglecta*, имеет серые передние крылья, и в таком виде она распространена по Западно-Центральной Европе от Северной Италии до Германии. На Британских островах он простирается до Оркнейских островов. В Британии эта серая форма, безусловно, более распространена, встречаясь везде, где встречается этот вид. Красная форма гораздо реже встречается в Англии и вообще не встречается во многих местностях, где распространена серая форма. Мистер Вудфорд, у которого взят этот отчет,[8] утверждает, что в августе 1899 года он видел значительно больше сотни серых в Нью-Форесте в Шугар, но только двух красных. Однако в Стаффордшире красных пропорционально больше, и он оценивает их в 40 процентов. от населения. Наконец, в Стаффордшире в качестве редкости была принята форма, в которой красный цвет заменен желтым, и до сих пор такого больше нигде не видели. Обсуждение генетических взаимоотношений таких форм выходит за рамки наших непосредственных целей, но детали этого случая интересны, поскольку достаточно ясно демонстрируют тот факт, что различия между *castanea* и *neglecta* обусловлены сочетанием присутствия и отсутствия двух пар факторов, из которых один вырабатывает красный пигмент в основной окраске переднего крыла, а другой окрашивает ту же область черными чешуйками. Мистер Вудфорд утверждает, что существуют все промежуточные виды, и что в Стаффордшире серые всегда имеют розоватый оттенок. Желтый, несомненно, является еще одним рецессивным по отношению к красному.

Виды, однородные в одних местностях, могут быть полиморфными в других. Хорошим примером такого явления является орхидея *Aceras hircina*. Ранее в Германии были известны отдельные разновидности этого вида, но Галле[9] недавно дал подробный отчет о ряде самых разнообразных форм, обнаруженных в одном из районов Восточной Франции. Без ссылки на его таблички невозможно дать сколько-нибудь адекватное представление о том изобилии типов, которое принимают цветки тамошних видов. У некоторых губа удлинена во много раз по сравнению с обычной длиной, изгибаясь и разделяясь таким образом, что наводит на мысль о самых странных тропических орхидеях. У других видов губка и боковые лепестки сравнительно короткие и широкие (рис. 13). Промежуточные продукты, в разной степени сочетающие в себе эти качества, были в изобилии, и состояние вида, который был единственным представителем рода в данной местности, напоминает о крайнем полиморфизме многих ночных бабочек.

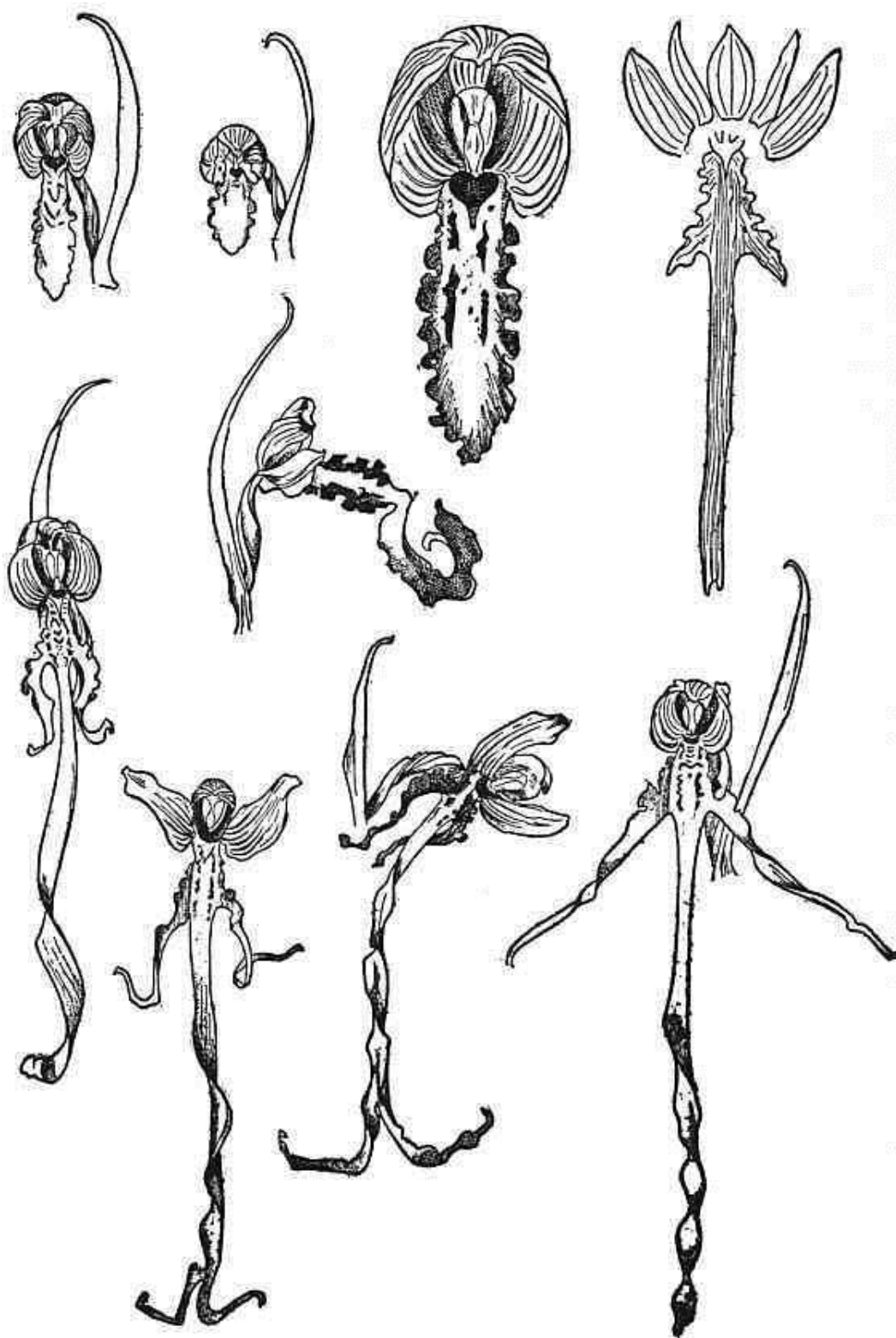


Рис. 13. Различные формы *Aceras hircina*. (По Галле.) На этом рисунке показаны лишь некоторые из наиболее ярких форм, изображенных на пластинках Галле.

Несколько сопоставимая изменчивость была замечена у другого рода орхидей - *Ophrys*. В Великобритании виды *apifera*, *aranifera* и *muscifera*, хотя и изменчивы, довольно различны, но

Моггридж опубликовал две серии табличек[10], показывающие совершенно иное положение вещей в отношении популяции *Ophrys* Ривьеры. Здесь внешнее разнообразие таково, что обычные видовые названия не могут быть применены с какой-либо уверенностью, а границы распространения вида весьма неопределенны. Вполне можно предположить, что эти растения Ривьеры скрещиваются, и действительно, мы можем с уверенностью предположить, что это так. Однако следует помнить, что Дарвин показал, что *apifera* в этой стране обычно самооплодотворяются, так что различное поведение на Ривьере само по себе может составлять местную особенность. Более того, из отчета Моггриджа следует, что в районах, которые он обследовал, условия не должны были описываться утверждением, что там сосуществовали и гибридизовались три наших типа, скорее мы должны сказать, что популяция была полиморфной, включающей эти три типа среди прочих. Конхологам известно, что на Доггер-Бэнк *Модиола* достигает размеров, не имеющих аналогов в других местах. То же самое верно и для губок *Grantia compressa* и *Grantia ciliata* в устье Оруэлла.[11] И наоборот, как мы так хорошо знаем в случае с Человеком, карликовые расы встречаются в нескольких особых местностях. Такие примеры можно множить до бесконечности.

Связь локальных форм с видами часто обсуждалась со многих точек зрения, но я не знаю более ясного и всеобъемлющего изложения предмета, чем превосходный отчет о некоторых различных проявлениях локальной дифференциации, как они проявляются у *Helicidae*, опубликованный Coutagne[12] и читателю, заинтересованному поднимаемой в них проблемой, не мешало бы ознакомиться с оригиналом, из которого взяты следующие примечания. Он говорит, например, о *Helix lapicida*. В целом это постоянная форма, распространенная на высоте до 1300 м., распространенная по всей Франции, за исключением больших высот и Оливковых регионов, где она встречается только во влажных местах. Несмотря на столь разнообразные условия, он демонстрирует лишь незначительные вариации в окраске и других отношениях на протяжении всего своего распространения, за исключением того, что по обе стороны Пиренеев у него есть очень отчетливая спорадическая разновидность, называемая *Андоррикой* или *микроторой*. Эта разновидность встречается кое-где, иногда вместе с типовой формой образуя колонии (стр. 26-30 и 86).

Булumusный детрит, хотя и более ограниченный по географическому диапазону, является гораздо более изменчивой формой. Он демонстрирует большие различия в цвете, форме и размере, и, как настаивает Кутань Уэлл, они независимы друг от друга. Предвосхищая методы факторного анализа, он предлагает, чтобы различия в каждом отношении, "модусы", как он их называет, обозначались буквой или, при желании, именем, и таким образом несколько комбинаций различий могли бы быть выражены наиболее логично и полезно. Таких комбинаций, по его словам, насчитывается по меньшей мере 18, и все они могут быть найдены. Вся возможная серия не обязательно встречается в одном и том же месте, и различные местности характеризуются присутствием или отсутствием определенных комбинаций, как называет их Кутань, и относительной частотой, с которой они встречаются. Изложенные таким образом идеи намного опережают обычную практику систематиков, которые дают названия формам, представляющим собой не что иное, как случайные комбинации факторов, точно так же, как садоводы по практическим соображениям дают названия подобным комбинациям, которые, как мы теперь знаем, являются просто особо заметными терминами в длинном ряду возможностей. В каждом конкретном случае следует называть скорее *факторы*, чем формы, образованные их случайным сочетанием. В этом особом примере *булumusного детрита* 18 форм образуются в результате комбинаций трех пар независимых факторов. Помимо этих

комбинаций, которые могут встречаться где угодно или почти где угодно в ареале, существуют еще две различные локальные формы, каждая из которых рассматривается Кутанем как, вероятно, составляющая новый "вид", возможно, совместимый с другими.

Полосатая спираль (Драпированная)[13] действительно полиморфна; и ее различные формы были описаны под различными конкретными названиями. Он изобилует известковыми холмами Прованса и Лангедока, исчезая в аллювиальных низменностях и в равной степени в верхних слоях на высоте около 800-1000 м. Из этого района она простирается через районы аналогичной высоты на большей части Франции (приведены подробности).

Локард в своей монографии об этой группе, которую он в совокупности называет группой *Helix Heripensis*, приводит таблицу из 27 различных названных форм. Характеристики, по которым различаются эти формы, были отнесены к 17, и поскольку некоторые из них различаются по степени развития, количество видов может быть увеличено до 109. Однако для практических целей Кутань считает, что различных проявлений 7 характеристик в их нескольких комбинациях достаточно для выражения различных форм, и он приводит примеры этого метода определения. Как он отмечает, хотя для определения видов могут потребоваться названия, это никого не должно пугать, поскольку одни и те же названия видов будут применимы к большому количеству различных видов, а формулы, выражающие их комбинации, заменят названия сортов.

Этот конкретный пример полиморфизма лишь незначительно ограничен локальностью. Случайные колонии обладают какой-то особой физиономией, которая в данном месте может казаться почти неизменной, хотя именно в этом отношении колонии, найденные в других местах, могут быть весьма изменчивыми, но такие ограничения являются исключительными для *H. striata*.

Однако заметны некоторые отчетливые и очевидные проявления восприимчивости к влиянию почвы и климата. Например, на кремнистых почвах скорлупки тоньше, в то время как на известковых - толще; точно так же скорлупки из северных районов достигают большего размера, чем скорлупы из южных. Более того, у тех, кто подвергся ограниченному развитию, будь то из-за засухи, жары или холода, часто наблюдается укорочение шпиль. В отличие от этого случая, Кутань описывает разновидности *Helix caespitum*, которые, по его словам, по большей части локализованы, приводя множество иллюстративных случаев.

Другой замечательный случай, в котором местоположение играет любопытную роль, представлен двумя видами *Helix trochoides* и *pyramidata*. Во Франции, как правило, они достаточно отличаются друг от друга, *трохоидеи* меньше по размеру и имеют характерный киль. Кутань говорит, что после сбора этих видов более чем в десятке местностей он наткнулся на колонию *трохоидных* на острове Помег, раковины которых были относительно огромными, у большинства из них был лишь небольшой киль, а у некоторых его вообще не было. С другой стороны, он получил партию *пирамидат* из четырех населенных пунктов Сицилии, все небольшие, и одна из них в точности похожа на *трохоидные* из Помега. Судя по образцам, полученным с Сицилии, *trochoides* там не более изменчивы, чем в Провансе, в то время как сицилийская *пирамидата* отличается разнообразием.

Взаимоотношения двух видов *Helix nemoralis* и *hortensis* служат иллюстрацией другого проявления местной особенности. *H. hortensis* и *nemoralis*, как это обычно встречается, представляют собой две совершенно разные формы. *H. hortensis* меньше и тусклее, а его

перистома белая. *H. nemoralis* крупнее и блестяще, а его перистома коричневая. Более того, в нескольких анатомических точках, особенно в форме дротики, существуют большие различия. Для полного описания этих особенностей двух форм и обсуждения их взаимосвязей читателя отсылают к тщательно разработанной работе А. Ланга[14], который тщательно их изучил, а также преуспел в экспериментальном выведении гибридов между ними. Эти гибриды были в незначительной степени фертильны по отношению к обоим родительским видам, но до момента публикации ни от одних гибридов не было получено потомства *inter se*.

Кутань описывает результаты коллекций, сделанных в 62 населенных пунктах Франции. У некоторых был исключительно *hortensis*, у некоторых исключительно *nemoralis*, а у некоторых эти два вида были обнаружены в ассоциации. Он подробно описывает пять из этих коллекций, из которых я беру следующее краткое изложение наиболее важных фактов, опуская многое, что почти столь же важно.

Местность А, недалеко от Онфлера. Присутствуют обе формы, каждая резко и нормально различимая, без каких-либо промежуточных звеньев. Таким образом, они встречаются во многих местах. Кутань приводит в пример наблюдения Мюллера в Дании, его собственную серию наблюдений в Юре и т.д.

Местность В. Vonges (Кот-д'Ор), 242 *hortensis*, взятые случайным образом, показали 128 со светлыми перистомами (более или менее розоватыми или совсем белыми) и 114 с темно-коричневыми перистомами; вместе с 26 *nemoralis* все с обычными коричневыми перистомами.

Из *гортензий* 50 были *opalescens* основного цвета и 1 *roseus*; а по форме 5 были *umbilicatus*.

Населенный пункт С, примерно в 3 километрах от В. Было обнаружено 35 *гортензий*, из которых 20 имели светлые перистома и 15 коричневые; вместе с 7 *неморалисами*.

Из *гортензий* ни один не был *опалесцирующим*; 18 были розовыми, и ни один не имеет формы *umbilicatus*.

Местность D, примерно в 1200 метрах от В. 147 *гортензий*, из которых у 4 были светлые перистома и у 143 - коричневые. *Неморалис* обнаружено не было.

Ни один из *hortensis* не был *opalescens* или *roseus*, но 30 были *umbilicatus*.

В этих местностях существовали промежуточные сорта всех сортов между хорошо охарактеризованными *opalescens*, *roseus* или *umbilicatus* и другими формами, но не было промежуточных сортов между другим *nemoralis* и меньшим *hortensis*, в отношении которого не возникало сомнений. В следующем населенном пункте было обнаружено совершенно иное положение вещей.

Населенный пункт Е. Берега Иветты в Орсе (Сена и Уаза). Фактические цифры не приводятся, но нам сказали, что 58 процентов. были *hortensis*, 33 % *nemoralis*, и 9%. промежуточный. Как и в Онфлере, у *гортензии* перистома были белыми, а у *неморалиса* - коричневыми. Визиты Кутаня в эту местность были в 1878 и 1880 годах, и он обращает внимание на тот факт, что Паскаль обнаружил аналогичные промежуточные продукты в том же районе в 1873 году.

По мнению Кутаня, эти два вида, когда они встречаются вместе, обычно могут быть отделены друг от друга с полной уверенностью, и эти промежуточные соединения встречаются только в

исключительных местностях. Являются ли они гибридами или иногда виды в своих вариациях выходят за свои обычные ограничения, рассматривается как Кутанем, так и Лангом как вопрос, на который пока нельзя дать однозначного ответа. Кроме того, Кутань подчеркивает тот факт, что, хотя каждый вид можно легко отличить от другого *в его собственном районе*, однако, когда раковины из разных районов собраны вместе, иногда их невозможно отсортировать. Он упоминает пример такого случайного смешения, происходящего в естественных условиях на острове в Роне, на который, как вполне можно предположить, наводнения принесли иммигрантов из разных местностей. Эта популяция содержала очень большое количество неопределенных образцов, и, как он говорит, это было похоже на то, как если бы он смешал раковины из своих 62 местообитаний, после чего, конечно, было бы невозможно снова разделить два вида.[15]

В том же трактате приводятся дополнительные доказательства других примеров полиморфизма, особенно в роде *Anodonta*, из которых Локар выделил 251 вид только для Франции. Здесь снова встречаются случаи, подобные уже приведенным, и многие формы или "модусы" встречаются только в особых местностях, в то время как иногда в одной и той же местности обнаруживаются разнородные формы, коллективно образующие колонию без промежуточных звеньев.

Взятые в целом фактические данные свидетельствуют о верности следующих выводов. Местные расы, будь то животные или растения, могут различаться признаками, которые мы вынуждены рассматривать как тривиальные, или же чертами такого масштаба, что, если бы они были нам известны только как характеристики однородного вида, они, несомненно, были бы без колебаний приняты за существенные для его поддержания. Местные формы могут резко отличаться от соответствующих популяций других населенных пунктов или быть связаны с ними рядом промежуточных звеньев. Нередко также мы обнаруживаем факт, который всегда казался мне особенно важным, а именно, что особенность местной популяции или колонии может проявляться в особой склонности к вариациям, и эта изменчивость может проявляться в одной из многих степеней, либо в постоянном наличии определенной аберрации, либо в диморфизме, либо в крайнем полиморфизме.

На этом этапе следует обратить внимание на два момента. Во-первых, когда детали географического распределения любого изменчивого вида изучаются таким тщательным и скрупулезным образом, который необходим для любого истинного знания взаимосвязей нескольких форм, обнаруживается, что концепция вида, придуманная популярными представлениями об Эволюции в условиях отбора, редко, если вообще когда-либо реализуется в природе.

Вид в этом обобщенном смысле представляет собой совокупность особей, ни одна из которых не является в точности одинаковой, но варьирует вокруг нормального типа, признаки которого фиксированы в той мере, в какой они приспособлены к требованиям окружающей среды. В природе, однако, возникновение разновидностей и даже изменчивости носит спорадический характер. В одном месте популяция может быть совершенно однородной. В другом она может быть снова однородной, но отчетливой. В других странах эти две формы могут встречаться вместе, иногда с интерградиями, а иногда и без них. В некоторых местностях спорадическая разновидность может быть элементом популяции, сохраняющимся в течение длительных периодов времени. В других населенных пунктах может наблюдаться несколько таких аберраций, происходящих вместе, которые отсутствуют в других местах.

Во-вторых, я хотел бы напомнить читателю, что в свете генетического анализа мы знаем, что промежуточные стадии, когда они все же происходят, нельзя считать отражающими условия, через которые вид должен пройти или прошел на своем пути к крайним и определенным формам.

Часто, возможно, вообще, они представляют собой не что иное, как гетерозиготные формы, и часто также они представляют собой состояния, соответствующие наличию факторов на стадиях их редукции.

Широкий обзор фактов неопровержимо показывает, что невозможно согласовать способ распространения местных форм с какой-либо верой в то, что они в целом являются адаптационными. Их особенности иногда являются результатом прямого воздействия окружающей среды, как мы позже заметим в некоторых случаях, но никто не может приписать такие спорадические и нерегулярные явления причинам, действующим единообразно.

Систематики, особенно представители прежних поколений, часто предполагают или утверждают, что местные различия вызваны "различиями климата, почвы, продуктов питания и т.д." В расплывчатых общих выражениях. Обычно можно с уверенностью предположить, что эти замечания не представляют собой выводов, сделанных на основе фактических данных, поскольку лишь в редких случаях их можно перевести на более точный язык. Биологические науки настолько прочно прониклись верой в то, что все различия зависят от адаптации, что простое существование определенных различий многими воспринимается как достаточное основание для обоснования предположения, что эти различия прямо или косвенно обусловлены особыми местными условиями. Например, доктор Дж. А. Аллен, проделавший так много тщательной и ценной работы по разграничению местных форм фауны Соединенных Штатов, пишет о сусликах (*Tamias*)^[16] следующего содержания:—

"Из-за чрезвычайной восприимчивости этой пластичной группы к влияниям окружающей среды это одна из самых поучительных и увлекательных групп среди млекопитающих Северной Америки. Никто не может сомневаться в его сравнительно недавнем выделении из общей массы и рассеянии из какого-то общего центра. Возник ли этот тип в какой-то момент в Северной Америке или в Северной части Евразии, возможно, бесполезно строить предположения, но то, что он увеличился, размножился, распространился и в значительной степени дифференцировался в Северной Америке, не подлежит сомнению; поскольку он встречается от арктических регионов до высоких горных хребтов Центральной Мексики и развил около двадцати-тридцати очень ощутимых местных фаз".

"Некоторые из них легко причисляются к видам, другие - к подвидам. Вероятно, более яркой иллюстрации эволюции под влиянием окружающей среды невозможно привести".

Далее он указывает на то, что привычки этих существ таковы, что ведут к изоляции. Это вполне допустимо, и действительно, из отрывка в целом не может быть сделано никакого исключения, за исключением того, что в одном отношении нет реальных доказательств того, что местное разнообразие обусловлено "эволюцией под воздействием окружающей среды" или указанием на "восприимчивость к влияниям окружающей среды".

Доктор Аллен действительно приводит факт, что Калифорния, "простирающаяся на 800 миль по широте, с многочисленными резко контрастирующими физико—географическими регионами, имеет, по-видимому, не менее шести сильно дифференцированных форм, в то время как регион

к востоку от Скалистых гор, от немного ниже северной границы Соединенных Штатов на север до границы с деревьями - слегка диверсифицированный регион, по крайней мере, в десять раз превышающий площадь Калифорнии, — имеет только одну"! Но когда возникает вопрос, каким образом различные формы являются адаптивными и как влияние окружающей среды привело к их появлению, в ответ можно ожидать только предположений предварительного и пробного характера. Пустынные формы, несомненно, бледнее, чем во многих случаях, а лесные формы окрашены более полно, и мы можем достаточно легко принять такие факты как указания на связь между особенностями тела и условиями жизни, но дальше этого никто не может пойти; так что, когда мы обнаруживаем размер, длину ушей или хвоста, количество полос на спине, рисунок окраски, не говоря уже о различиях в самих пигментах, все они демонстрируют значительные модификации, мы не можем отнести эти особенности к причинности различий в окружающей среде, кроме как в качестве простого выражения веры. Я гораздо больше склонен согласиться с Гуликом, который после многих лет изучения локальных вариаций Achatinellidae пришел к выводу, что бесполезно ожидать, что такую локальную дифференциацию можно отнести к адаптации в каком-либо смысле.[17] Даже самый убежденный селекционист должен колебаться перед такими фактами, как те, которые приводит А. Г. Майер относительно распространения *Partula otaheitana*, одной из этих ахатинелл. Остров Таити был изрезан эрозией таким образом, что к побережью расходится ряд отдельных долин. Из четырех последовательных долин Майер собрал виды и обнаружил, что в первой долине (Типаэруи) все раковины были правосторонними (115, содержащие 73 молодых); во второй долине (Фаутауа) их было 54 процента. взрослых и 55,5%. содержащийся молодняк был синистральным; в третьей долине (Хамута) 69%. взрослых и 73%. содержащиеся в них детеныши были синистральными; и, наконец, в четвертой долине (Pirae) все раковины (131, содержащие 62 детеныша) были синистральными.[18] В связи с этими наблюдениями я могу упомянуть тот факт, что в определенном пруду на севере Англии[19] синистральная форма *Limnaea peregra* известно, что это происходит уже около пятидесяти лет. Посетив его недавно, я обнаружил, что леворукие раковины составляют около 3%. от популяции. Этот вид является самым распространенным в британских пресноводных раковинах, но леворукие экземпляры чрезвычайно редки. Попросит ли нас кто-нибудь предположить, что сохранение определенного процента этой редкости в одном и том же месте является признаком какого-то особо благоприятного обстоятельства в водах этого пруда? Этот пруд для разведения лошадей, по всей видимости, точно такой же, как любой другой пруд для разведения лошадей; и я полагаю, что с полной уверенностью мы можем принять предположение здравого смысла, который учит нас, что в данных обстоятельствах нет ничего особенного, что либо вызвало бы появление таких разновидностей, либо каким-либо прямым образом способствовало бы их выживанию. Если бы феномен локальной изменчивости был детально изучен до того, как Дарвин написал свою работу, попытка сделать отбор ответственным за постоянство, где бы оно ни было обнаружено, никогда бы не была предпринята. Утверждение о том, что не только определенность локальных форм, но и их изменчивость также носит спорадический характер, может быть подтверждено бесчисленными иллюстрациями, взятыми из любой группы животного или растительного царств. Только в исключительных случаях можно даже заподозрить, что фиксированные различия способствуют адаптации, и спорадическая изменчивость, которая является не менее положительным фактом, явно должна находиться за пределами таких подозрений. Любой может умозрительно предположить, что сохранение особых разновидностей или особой изменчивости в особых местах является признаком того, что в этих местах условия жизни таковы, что рассматриваемые формы терпимы, хотя в других местах те же виды истребляются; но это соображение, даже если

бы оно могло быть доказано как хорошо обоснованное, не придает большой силы тезису о том, что определенность типа является следствием естественного отбора. Напротив, обращение к таким рассуждениям подразумевает неизбежное, но очень вредное признание того, что строгость Отбора часто настолько ослаблена, что две или более одинаково определенных форм одного и того же вида могут сохраняться бок о бок. Нет сомнений в том, что это простая истина, но когда однажды эта истина осознана, бесполезно ссылаться на контроль Отбора как на фактор, к которому следует отнести определенность типа в целом.

Генетические связи местных форм друг с другом часто не могут быть установлены в отсутствие реальных селекционных экспериментов. Стендфусс ранее сформулировал в качестве общего принципа, что когда две формы сосуществуют в одной местности и способны к скрещиванию, они не производят промежуточных продуктов; но когда формы географически разделены как локальные расы, скрещивания между ними приводят к серии промежуточных продуктов.[20] В этом афоризме есть большая доля правды, но если в свете принципов Менделя мы рассмотрим два утверждения, то теперь мы увидим, что первое на самом деле является лишь другим способом сказать, что отчетливость аберрационной формы, сосуществующей с другой, обусловлена сегрегацией, сопровождающейся некоторой степенью доминирования одного типа. Однако, даст ли одна географически изолированная раса промежуточные продукты при скрещивании с другой, должно полностью зависеть от генетической физиологии конкретного случая, и никакое общее правило не может быть установлено. Вполне может быть, что, поскольку отличительность сорта поддерживается изоляцией, разница в факторном составе между ним и репрезентативной формой в другой области не является ни простой, ни резкой; но когда две разновидности сосуществуют, хотя и скрещиваясь, теперь ясно, что их различия должны зависеть от разделения простых факторов. Очевидно, что такие отклонения могут в одном месте сосуществовать с другим типом, а в другом - отделяться от него как локальные расы.

Прекрасные иллюстрации этих двух этапов эволюции представлены меланиновыми разновидностями британских чешуекрылых. Тот факт, что в последние годы появились черные или черноватые разновидности многих видов, особенно Geometridae, хорошо известен британским коллекционерам, и не подлежит сомнению, что в ряде случаев они более или менее полностью заменили более старый вид в определенных районах. В 1900 году Комитет по эволюции Королевского общества инициировал коллективное расследование относительно современного распространения этих темных разновидностей. Поскольку это изменение произошло на памяти живущих и значительно продвинулось вперед в последние годы, была выражена надежда, что отчет о существующем распределении послужит отправной точкой для будущего сравнения. Полученные таким образом данные были сведены в таблицу мистером Л. Донкастером.[21] Из этого отчета и заявлений в книге Барретта "Британские чешуекрылые"[22] взято это описание некоторых из наиболее примечательных случаев.

Наиболее ярким и известным случаем является случай с *Amphidasys betularia*, из которых только обычный вид был известен в любой местности примерно до 1848-1850 годов, когда полностью черный var. *doubledayaria* впервые появилась в окрестностях манчестера. Впоследствии эта черная форма была зарегистрирована в Хаддерсфилде между 1860 и 1870 годами; Кендале около 1870 года; Кэннок-Чейзе в 1878 году; Беркшире в 1885 году; Норфолке, Эссексе и Кембридже около 1892 года; Саффолке в 1894 году; Лондоне в 1897 году. Для южных графств Англии, за исключением Лондонского округа, до сих пор сохранилось очень мало записей.

Конечно, нельзя с уверенностью утверждать, что разновидность распространилась из места своего первого появления в другие местности и что она не возникла в них *de novo*, но не может быть никаких сомнений в том, что этот процесс был процессом колонизации. На Европейском континенте первые записи были сделаны в Ганновере в 1884 году, Бельгии в 1886 и 1894 годах, Крефельде в 188 году, Берлине в 1903 году, Дрездене примерно в тот же день.

Что касается увеличения разнообразия, то мы имеем тот факт, что в Ланкашире, Чешире и Западном Райдинге Йоркшира преобладающей формой в настоящее время является черная; а в некоторых местах, как, например, в Хаддерсфилде, в настоящее время встречается только черная, хотя она была неизвестна там до 1860-1870 годов. Примерно в 1870 году в Ньюпорте, Монмут, эти две формы были примерно в равном количестве, но несколько лет спустя этот тип почти исчез. Аналогичным образом, в Крефельде, где в восьмидесятые годы черная форма была еще очень редкой, сейчас она составляет около 50% популяции. В лондонском округе черный остается редкостью, и на дату составления отчета он все еще был очень редким. Из Ирландии есть только одна запись, а из Шотландии их почти нет.

Boarmia repandata - еще один вид, который ведет себя несколько похожим образом. Однако, в отличие от *betularia*, этот вид является изменчивым и имеет несколько цветовых форм, среди которых полосатая разновидность *conversaria* и многие другие. В дополнение к этому на Севере Англии есть черная форма, которая, по-видимому, распространяется. В Хаддерсфилде черный цвет был впервые зарегистрирован в 1888 году, а в 1900 году составлял 20-25%. были черными. В Ротерхэме черный или очень темный цвет сейчас преобладает и увеличился за последние 15 лет. В возврате из Мидлендса, Восточной Англии и Южных графств представлены только легкие и средние формы.

Из *Odontoptera bidentata* существует несколько промежуточных темных форм, и они встречаются исключительно на Севере и в Мидлендсе. Недавно в ланкаширских мхах и в Уэйкфилде были обнаружены одноцветные черные особи. В Хаддерсфилде 50 лет назад были распространены светлые формы, но сейчас наиболее распространены довольно темно-коричневые, нередко с примесью черного. В Южных графствах известны только легкие формы.

Phigalia pilosaria в Южной Англии всегда светлая, но на Севере преобладающая форма более темная. Около 35 лет назад форма с одноцветными закопченными передними крыльями и тускло-серыми задними крыльями была впервые замечена в Йоркшире, и сейчас похожая форма регулярно встречается в Южном Уэльсе.

В следующих случаях темные сорта первоначально были обнаружены только на Юге.

Boarmia rhomboidaria около 40 лет назад дала начало одноцветному дымчатому сорту под названием *парфюмария*. Сначала это было характерно для лондонского района, но с тех пор это было принято в Бирмингеме и других крупных городах. Совсем недавно угольно-черные образцы были найдены в Норвиче, а другие похожие, но не такие темные, были взяты на юге Шотландии и в Кэннок-Чейз.

Eupithecia rectangulata представляет собой аналогичный случай. Раньше были распространены светлые формы, но за шестьдесят лет они почти полностью были заменены на юге Лондона почти черной формой.

Тефрозия (Боармия) консортария и *Тефрозия консонария* исключительно интересны, поскольку обе они выделяют темные формы в одном лесу близ Мейдстоуна, который находится далеко от обычных "центров меланизма". Они были обнаружены в этой местности мистером Э. Гудвином. У *консортарии* темно-серый, а у *консонарии* полностью черный, и ничего подобного больше нигде не найдено.

Все эти примеры взяты из Geometridae, но другие, хотя и менее заметного вида, могут быть приведены из Noctuidae или Micro-Lepidoptera. *Acronycta psi*, например, имеет насыщенную форму, которая, как полагают, становится все более частой в лондонском районе. *Polia chi* имеет две темные формы: *оливковую*, желтовато-серую с темными отметинами, и *суффозию* более темного, черновато-грифельного цвета. Оба вида встречаются на Севере Англии, иногда вместе, иногда по отдельности, или в смеси с этим типом и многими промежуточными продуктами. Распространение особенно неравномерно. В Хаддерсфилде, где очень темная форма внезапно появилась около 1890 года, около 30 процентов. говорят, что сейчас они темные, и около 6-7 процентов. очень темно, но в Сэдлворте, в 12 милях отсюда, встречаются только бледные формы.

В связи с этими доказательствами возникает несколько интересных вопросов. Этот прогрессирующий меланизм возник только в определенных семействах и может быть ограничен только определенными видами внутри этих семейств. Как и почти во всех других примерах, в которых широко наблюдались вариации, их частота непостоянна и специфична. Побочное направление исследования связано со степенью прерывистости, которую проявляет вариация. Здесь опять нет правила. Вообще говоря, у *A. betularia*, если брать наиболее полно изученный случай, вариация прерывистая. Реальные промежуточные звенья между *betularia* и *doubledayaria* в большинстве населенных пунктов отсутствуют или встречаются редко. Черные пятна у *betularia* часто могут быть крупнее или многочисленнее, чем у нормальных, но эта вариация не имеет ничего общего с *doubledayaria* и не является промежуточной стадией к ней, хотя иногда ее ошибочно так описывают. *Doubledayaria* обязана своим характерным внешним видом фактору, который размывает поверхность крыльев слоем черного. Иногда это размытие слабее, чем в реальной *двухдневке*, и эти формы являются настоящими промежуточными. Иногда таким образом размываются только передние крылья. Эти промежуточные продукты, очевидно, обусловлены стадиями редукции фактора двойной дневной жизни и связаны с ним, как голубая мышь с черной, или голландский кролик с одноцветным. Нельзя с уверенностью утверждать, что полная *двойная дневная система* существовала до промежуточного уровня, но это почти наверняка было. В некоторых местах, как, например, в Бельгии, есть свидетельства того, что промежуточные продукты в разное время были довольно распространены, но они никогда не стали обычным явлением, и неизвестно, существуют ли они в отсутствие *doubledayaria*. Когда черная разновидность и светлый тип размножаются вместе, у них обычно нет промежуточных представителей среди потомства, и полученные данные согласуются с мнением, что черная является абсолютным доминантом. Вероятно, то же самое относится и к *тефрозии консонарии*.

Мы знаем, что у некоторых других видов самые темные формы появились не первыми. Например, у *Phigalia pilosaria* и *Boarmia rhomboidaria* существовали темные формы, и считается, что их численность увеличилась еще до появления самых темных. Говорят, что *Hybernica progetmaria* постепенно становилась темнее как в Чешире, так и в Вест-Райдинге, а менее 45 лет назад в Южном Йоркшире появилась равномерно дымчатая разновидность, которая

распространилась на соседние графства. Темная средняя форма стала самой распространенной в округе Хаддерсфилд, где очень темная разновидность в настоящее время составляет около 20% из популяции, хотя легкая форма все еще распространена.

Собирая данные вместе, мы находим, что это согласуется с точкой зрения, что темные формы появлялись спорадически, у некоторых видов сначала появлялись очень темные, а промежуточные - позже, у других сначала появлялись умеренно темные, а самые темные - позже по времени. Практически несомненно, что изменение в целом произошло не в результате постепенных изменений, происходящих в популяции в целом, а в результате спорадического появления темных особей в качестве нового элемента в популяции, и штаммы, полученные от этих темных особей, постепенно более или менее полностью вытеснили нормальный тип.

Если бы можно было показать, что эти меланические новинки имели определенное преимущество в борьбе за существование, они стали бы примером эволюции, протекающей во многом так, как предполагал Дарвин. Весь процесс отличался бы от того, что он понимал как нормальный метод эволюции, только в той мере, в какой изменение происходило с большой скоростью и в некоторых случаях в значительной степени за счет появления и успеха прерывистых разновидностей. Однако следует задать вопрос, можно ли разумно предположить, что темная форма имеет преимущество из-за своей темноты. Некоторые натуралисты считают, что темнота окраски, таким образом, определенно способствует их защите, делая насекомых менее заметными и, таким образом, с большей вероятностью ускользнут от птиц. В поддержку этой точки зрения можно указать, что именно в производственных районах Ланкашира и Йоркшира, а также в районе Лондона, меланика достигла своего наибольшего развития. В соответствии с этим аргументом, именно по соседству с Крефельдом и Эссенем, черной страной Германии, они в основном утвердились на Континенте, и *Phigalia pilosaria* в черной форме теперь дома в Южном Уэльсе. Таким образом, при поверхностном рассмотрении доказательства выглядят довольно убедительными, но трудно применить рассуждения в деталях. Во-первых, мы сталкиваемся с трудностью, заключающейся в том, что черная форма *betularia*, например, прижилась в полностью сельских районах, особенно вблизи Кингс-Линна в Норфолке, а также в окрестностях Кендала и Уиндермира. Черная форма *консонарии* и темная *консортария* появились в лесу недалеко от Мейдстоуна, вдали от городского дыма, а черная *ромбоидария* впервые была обнаружена в Норвиче, который, как и положено городам, чистый. С другой стороны, распространение меланина очень неравномерно и необъяснимо. Черная *пилозария* встречается как в Уэст-Райдинге, так и в округе Суонси, но пока нигде не встречается. Он быстро рос в Хаддерсфилде, но не добился заметного прогресса в Шеффилде, хотя и фиксировался там в течение десяти лет. Примечателен также тот факт, что в Америке не наблюдалось подобного развития меланина, и, насколько мне известно, сопоставимые разновидности меланина не появились на европейском континенте, за исключением нескольких сортов, которые, возможно, были завезены из Англии.

Вся эта тема полна сложностей. Не следует забывать, что у некоторых видов моли существует очевидное и признанное соответствие между окраской идеального насекомого и окраской почвы, на которой они обитают, сравнимое с тем, что столь поразительно у некоторых видов *Oedipodidae* и других кузнечиков. Самым ярким примером этого явления является *Gnophos obscurata*, который является наиболее изменчивым видом со множеством локальных форм. Из них хорошо известная темная разновидность обитает на торфянистых пустошах Нью-Фореста и других округов, но на меловых холмах Кента, Сассекса и Суррея встречаются различные

светлые разновидности, одна из которых ярко-серебристо-белая, очень близкая по цвету к меловому берегу. Этот случай, по-видимому, не связан с прямым воздействием окружающей среды, [23] Поултон не обнаружил изменений, вызванных выращиванием личинок, ни среди белых, ни среди черных окружающих объектов. Однако никто не может усомниться в том, что существует какая-то косвенная связь между цветом земли и цветом мотыльков.

На мой взгляд, существует серьезное возражение против теории защитного сходства в применении к такому случаю, как формы *betularia*, которое возникает из-за того факта, что черная *двулетняя* является довольно заметным насекомым где угодно, за исключением, возможно, действительно черных материалов, которые не распространены ни в одной местности. Стволы деревьев и стены в задымленных районах грязные, но они не часто бывают черными, и я сомневаюсь, что, например, в окрестностях Роттерхама, который является одним из крупных центров меланики, найти *doubledayaria* птице будет труднее, чем найти *betularia*. В конце концов, многие из сильно пострадавших видов также не являются городскими насекомыми. Они живут в сельской местности между городами, и общий тон этих мест даже в Ланкашире и Вест-Райдинге не сильно отличается от тона подобных мест в других местах. На возражение о том, что черные разновидности намного чернее, чем того требует случай, можно ответить, что мы ничего не знаем об ощущениях птиц и что, возможно, для их глаз чернота действительно является маскировкой, даже несмотря на то, что вокруг гораздо менее темно. Это неоспоримо, но прибегать к такому аргументу опасно; ибо, если зрение насекомоядных птиц настолько притуплено, что оно не различает темные предметы от тускло-серых, мы не можем впоследствии рассматривать острое зрение птиц как достаточный контроль, который привел к мельчайшему и детальному сходству многих насекомых с окружающей средой. Те, кто видит в подобных случаях примеры всемогущества Отбора, должны часто сталкиваться с этой дилеммой.

Принимая доказательства в целом, мы можем сказать, что они справедливо предполагают существование некоторой связи между современной городской застройкой и появлением и расцветом разновидностей меланика. Большого мы пока утверждать не можем. Это предмет, в котором проблемы открываются со всех сторон, и все они являются полезными объектами для исследования. К сожалению, таких животных трудно успешно выращивать в неволе на протяжении многих поколений из-за их крайней подверженности болезням. Не менее интересной особенностью мелаников является тот факт, что черные разновидности представляют собой, пожалуй, лучший и наиболее яркий пример нового доминирующего фактора, присущего дикому виду в последнее время. Ни один из случаев пока не зарегистрирован или не проанализирован удовлетворительным образом, но имеются четкие доказательства того, что *doubledayaria* является доминантой своего вида, а у нескольких других темных разновидностей, хотя нанесенный пигмент не черный, записи показывают, что повышенное количество пигмента почти наверняка обусловлено положительным фактором. Хорошим примером этого является *Немерофила abruptaria*. [24] В результатах есть некоторые неточности, но все вместе они не оставляют сомнений в том, что темно-коричневая разновидность является доминантной, а светло-желтовато-коричневая - рецессивной.

Любопытную параллель с появлением меланиновых мотыльков в Англии можно провести на примере медоносов, или сахарных птиц, на некоторых островах Вест-Индии. [25] Эти птицы рода *Кереба* (*Certhiola*) обитают от Южной Мексики до северных частей Южной Америки и по всей цепи островов Вест-Индии и Багамских островов, за исключением Кубы. Существует множество

местных форм, и многие острова имеют характерные для них самих типы, как это обычно бывает в таких случаях. Некоторые виды обитают на нескольких островах, но, согласно Остину Кларку[26] ни на одном острове их не больше одного. Согу[27] насчитал двенадцать таких видов в пределах Антильского региона. Это маленькие птички размером примерно с поползня с общей окраской в черный, желтый и белый цвета. С острова Сент-Винсент Смитсоновский институт получил в конце семидесятых годов прошлого века несколько полностью черных экземпляров в дополнение к двум экземплярам обычного типа окраски. Черные были описаны У. Н. Лоуренсом как *atrata*, а те, что отмечены обычным желтым и белым, были названы *сахариной*. Коллекционер (г-н Ф. А. Обер) сообщил, что черная форма была обычной, а *сахариновая* форма встречалась реже. Лоуренс замечает: "Если бы был только один пример (черной формы), Я должен был бы рассматривать это, вероятно, как случай ненормальной окраски, но, похоже, это репрезентативная форма рода на этом острове".[28] Конечно, нет сомнений в правильности точки зрения Остина Кларка о том, что "*атрата*" - черная разновидность. Черная птица во всех отношениях, кроме цвета, идентична *сахарине*, и даже можно обнаружить зеленоватый оттенок в областях, которые обычно были бы желтыми, достаточно ясно показывая желтый пигмент, затемненный черным.

Далее у нас есть интересный факт, что, подобно нашим меланиновым мотылькам, темная форма заменяет "тип". На момент визита Обера этот вид уже был в меньшинстве, но сейчас он почти или, возможно, фактически вымер, хотя черная форма - одна из самых распространенных птиц на острове. Остин Кларк не нашел ни одного экземпляра, когда собирал там в 1903-4 годах, хотя раньше это не было редкостью в окрестностях Кингстона и в ближайшем наветренном районе Сент-Винсента.

Географически Гренадины расположены чуть южнее Сент-Винсента, хотя и разделены глубоким каналом. На этих островах пока нет черных форм, но на Гренаде, следующем острове к югу, есть как нормальные, так и чернокожие. Есть незначительные различия в размерах между гренадскими птицами и птицами с Сент-Винсента, гренадские экземпляры немного меньше, и по этой причине они получили разные названия, форма, отмеченная желтым и белым, называется *Годмани* (Кори), а черная - *Уэллси* (Кори), но это лишь вносит бесполезное усложнение. Есть свидетельства того, что в Гренаде, как и на Сент-Винсенте, черный цвет постепенно вытесняет первоначальный тип, но процесс не зашел так далеко, как на Сент-Винсенте. Остин Кларк очень точно сравнивает этот случай сахарных птиц с случаем *Papilio turnus*, у которого, как хорошо известно, в южных частях ареала есть черная самка в дополнение к самке желтого типа, но в Северных Штатах черная самка не встречается.

В текущем году П. Р. Лоу, который в последнее время в больших масштабах изучал *Керебас* в Вест-Индии, опубликовал важную статью по этому вопросу.[29] Он обращает внимание на тот факт, что Кори недавно обнаружил черную форму *керебы* на островах Лос-Рокес, и он сам обнаружил другую на островах Тестигос. Оба населенных пункта находятся на побережье Венесуэлы, вдали от Сент-Винсента и Гренады. Таким образом, вся проблема еще больше усложняется тем фактом, что черные разновидности, как мы почти вынуждены признать, возникли независимо в отдаленных местах. Каким бы невероятным ни был этот вывод, еще труднее рассматривать все черные формы как происходящие из одного источника. Во-первых, они представляют определенные небольшие отличия друг от друга; и, во-вторых, мы должны

помнить о более важном соображении, что сам факт того, что каждый остров имеет свой собственный тип, должен приниматься как доказательство того, что населенные пункты эффективно изолированы друг от друга и что миграция должна быть очень редким событием.

Редкость таких показательных случаев, я полагаю, скорее кажущаяся, чем реальная. Вероятно, это связано с крайним нежеланием систематиков признать, что такое возможно, и, конечно, с почти полным отсутствием знаний о генетическом поведении диких животных и растений. Только в таких примерах, как этот *скеребой*, где единственное отличие составляет цвет, или с мотыльками, которые были тщательно изучены многими коллекционерами, проявляется значимость фактов. Расположение каталогов и коллекций таково, что возникает много практических трудностей совершенно ненужного рода. Например, в этом самом случае *скеребой* я обнаружил, что в Британском музее есть прекрасная серия из Гренады, включающая 3 нормальных и 11 черных, а также 16 черных из Сент-Винсента. Если бы черные экземпляры из Гренады были помещены с нормальными особями, которые почти наверняка являются не чем иным, как рецессивной формой одной и той же птицы, вариация бросилась бы в глаза даже при поверхностном взгляде на ящик. Но, следуя представлениям, столь наивно выраженным в процитированном выше отрывке У. Н. Лоуренса, чернокожие из Гренады помещены отдельно от других чернокожих из Сент-Винсента, хотя двое из них были расстреляны в тот же день, что и один из нормальных.

ГЛАВА VII

Местная дифференциация. *Продолжение*

Перекрывающиеся формы

Факты распространения локальных форм в целом согласуются с точкой зрения, что эти формы возникают в результате спорадического появления разновидностей в популяции, а не в результате трансформации популяции в целом. Примеров таких спорадически встречающихся разновидностей существует великое множество, хотя в силу природы случая мы лишь в редких случаях можем представить доказательства того, что предыдущий тип действительно вытесняется данной разновидностью. Когда обнаруживается, что две формы сосуществуют в одной и той же местности, их обычно регистрируют как один вид, если наблюдаются промежуточные стадии, и как два вида, если промежуточные стадии отсутствуют. С другой стороны, когда обнаруживаются две формы, занимающие отдельные области, то есть когда процесс замещения завершается в одной из областей, то сразу же каждая из них именуется отдельно либо как вид, либо как подвид. Последовательные наблюдения, проводимые в течение значительных периодов времени, были бы необходимы, чтобы бесспорно установить, что история протекает так, а не иначе. Такая непрерывность наблюдений по большей части никогда не предпринималась. Желаемый вид информации действительно был признан лишь недавно, и по-настоящему важный сбор стал возможен только в последние несколько десятилетий. Методы старых коллекционеров, которые стремились собрать воедино несколько типичных экземпляров всех различных форм, мало помогают в этом классе исследований, которым лучше способствует беспорядочный сбор большого количества распространенных

форм из многих местностей. Когда это будет сделано во всеобъемлющем масштабе, мы сможем сформировать гораздо более уверенные суждения относительно общей теории эволюции.

Однако некоторая небольшая работа подобного рода была проделана, и результаты уже представляют большую ценность. Поскольку дифференциация локальных форм становится возможной только в результате изоляции, неизбежно случается, что собиратель находит одну форму в одной местности, а другую - в другой, и нет никаких свидетельств относительно поведения, которое могли бы проявить два репрезентативных вида, если бы они вступили в контакт друг с другом. В наиболее известных примерах такого различия каждый населяет остров, полностью занимая его, исключая любую другую подобную форму. Только тогда, когда два репрезентативных вида занимают части континентальной области, соединенные друг с другом регионами, пригодными для обитания рассматриваемого организма, есть шанс увидеть две формы в контакте. Часто также, даже там, где это условие выполняется, привычки, социальная организация или какая-либо другая особая причина могут действовать как барьер, который не позволяет различным формам когда-либо вступить в такой полный контакт, чтобы скрещиваться или вести себя как генетически непрерывная раса. Когда генетическая преемственность обеспечивается постоянным распространением популяции по всей территории, которую они населяют, очевидно, что формирования местных рас не будет. Практическое единообразие, например, столь многих видов птиц, обитающих на обширных территориях Западной Европы, несомненно, поддерживается таким постоянным распространением. Когда, как в случае с соколами, многие местности имеют своеобразные формы, этот факт может быть принят как убедительное доказательство того, что распространение незначительно или вообще отсутствует; и когда мы обнаруживаем у такого вида, как щегол, что, несмотря на миграционные колебания, тем не менее существуют географические расы, довольно хорошо дифференцированные, аналогичным образом можно сделать вывод, что эти колебания обычно движутся вверх и вниз по путям, которые не пересекаются. Однако есть несколько примеров животных, не склонных к частым нерегулярным кочеваниям, которые населяют широкий и непрерывный диапазон разнообразной местности и дифференцированы как местные расы в двух или более округах, хотя отдельные расы встречаются в промежуточных областях. Из них наиболее печально известной иллюстрацией, которая была исследована с какой-либо тщательностью, является иллюстрация вида *Colaptes* (дятлы), известного в Соединенных Штатах как Фликкеры. Исследование вариаций этих форм, проведенное Дж. А. Алленом[1] - замечательная работа, с которой должен ознакомиться каждый, изучающий вариации и эволюционные проблемы. Две формы, которые нас больше всего интересуют, известны как *C. auratus* и *C. cafer*, и они очень разительно отличаются по внешнему виду. По размеру, пропорциям, общему рисунку окраски, привычкам и нотам они похожи, но отличаются по следующим семи параметрам, как указал Аллен.

Аурат

1. Перья желтые.
2. Самец с черной полосой на скуле.
3. Взрослая самка с отсутствием скуловой полосы.
4. А Алый полумесяц на затылке у обоих

Кафе

1. Перья красные.
2. Самец с красной скуловой полосой.
3. Взрослая самка обычно с коричневой скуловой полосой.
4. ОтсутствиеЗатылочного полумесяца нет ни у

полов.	одного пола.
5. Горло и передняя часть шеи <i>коричневые</i> .	5. Горло и передняя часть шеи <i>серые</i> .
6. Вся верхняя часть головы и задняя часть шеи <i>серые</i> .	6. Вся верхняя часть шеи и задняя часть шеи <i>коричневые</i> .
7. Общее оперение с <i>оливковым</i> оттенком.	7. Общее оперение с <i>рыжеватым</i> отливом.

Эти различия проиллюстрированы на прилагаемой цветной табличке, которая была любезно подготовлена для меня по указанию доктора Ф. М. Чепмена из Американского музея естественной истории. Прежде чем идти дальше, стоит рассмотреть природу этих различий немного внимательнее. Все, кроме последнего, представляют собой большие различия, которые никто не упустит из виду даже при беглом взгляде на птиц. Если бы единственное различие заключалось в цвете перьев, мы могли бы быть совершенно уверены, что *auratus* был рецессивной формой *safer*, и, вероятно, так оно и есть в этом отношении. Аналогично, черная скуловая полоска у *auratus*, по всей вероятности, является рецессивной по отношению к красной скуловой полоске у *safer*, и я полагаю, что соответствующие пигменты сопоставимы с пигментами голдийского вьюрка (*Poephila gouldiae*) из Австралии. У обоих полов этого вида голова может быть черной, красной или, реже, желтой, и хотя больше не подлежит сомнению, что птицы могут размножаться в любом оперении, я полагаю, что молодые всегда черноголовые, и я полагаю, что те, которые становятся рыжими, обладают доминирующим фактором, отсутствующим у постоянно черноголовых птиц.[2] Желтый как рецессивная форма красного, безусловно, очень распространен, но красный и черный как варианты одного и того же пигмента встречаются реже. У голдийского вьюрка мы, по-видимому, имеем случай, когда пигмент может принимать все три формы. Было бы интересно узнать, является ли красный цвет скуловых полосок у *колаптов* пигментом той же природы, что и красный цвет перьев. Как у *Colaptes*, так и у *Poephila gouldiae* я видел экземпляры, промежуточные между черным и красным, и внешний вид пораженной части был совершенно одинаковым в обоих случаях, красные перья появлялись среди черных, и многие перья содержали смешанные красные и черные пигменты.

Развитие алого затылочного полумесяца у *auratus* и отсутствие этого заметного признака у *safer* составляют с физиологической точки зрения наиболее примечательную пару различий. Когда красный полумесяц не сформирован, перья, которые могли бы нести его, точно такие же, как остальные, и в них не видно никакого особого пигмента, который можно было бы считать готовым к изменению в красный цвет. Если полумесяц обусловлен каким-либо фактором, следовательно, следует предположить, что этот фактор способен изменять пигмент шеи только в одном особом месте. Доктор У. Д. Миллер обратил мое внимание на тот факт, что аналогичное изменение встречается у другого американского дятла, сапсака, *Sphyrapicus varius*. [3]

Я не утверждаю, что подобные вариации не имеют аналогов: действительно, у *P. gouldiae* фактор, который превращает черную часть головы в алую, затрагивает только одну особую область черной окраски, резко отличающуюся от неизменной черной окраски горла. Однако эти области головы часто являются местом расположения особых окрасов у птиц.[4] Таким же примером может служить разновидность обыкновенной кайры (*Uria troile*), у которой белая линия вокруг глаз и по бокам головы, где у нормальных нет такой метки; но эта линия

сформирована в совершенно особом месте, в углублении, соединяющем глаз с ухом, тогда как перья полумесяца на затылке явно не различимы. из соседних.[5]

Расположение коричневого и серого цветов на задней и передней частях шеи также представляет собой весьма примечательное различие. Если серый или коричневый цвет зависит от какого-либо фактора, то следует предположить, что *auratus* есть один из этих факторов, а у *cafer* - другой.

Из этих нескольких соображений совершенно ясно, что если *auratus* и *cafer* являются модификациями одного и того же типа, вызванными наличием или отсутствием факторов, то должны быть задействованы несколько независимых элементов, и разгадать их взаимосвязи было бы крайне сложно, даже если бы было возможно вывести наблюдаемые типы, что, конечно, совершенно выходит за рамки существующих возможностей.

Распределение этих двух факторов выглядит следующим образом. На восточной стороне Континента *C. auratus*, относительно чистый, занимает всю Канаду и Штаты от Севера до Галвестона. На запад он простирается через весь континент в более северном регионе до Аляски, но в чистом виде простирается только вдоль Тихоокеанского побережья примерно до северной границы Британской Колумбии. Таким образом, его южная и западная граница примерно представляет собой линию, проведенную от севера Ванкувера, на юго-восток до Северной Дакоты, а затем на юг до Галвестона. *C. cafer* в сравнительно чистом виде обитает в Мексике, Аризоне, Калифорнии (за исключением Нижней Калифорнии и противоположного побережья), центральной и западной Неваде, Юте, Орегоне, и ограничен на востоке линией, проведенной от Тихого океана к югу от Вашингтона, на юг и восток через Колорадо до устья Рио-Гранде или Мексиканского залива. Между двумя линиями, грубо очерченными таким образом, находится полоса местности длиной около 1200-1300 миль и шириной 300-400 миль, на которой обитает несколько обычных птиц каждого типа, но в основном птицы, проявляющие признаки обоих типов, смешанные вместе различными и нерегулярными способами. Даже на территориях, занятых чистыми формами, изредка регистрируются птицы с более или менее выраженными признаками другой формы, но в пределах территории, в которой две формы совпадают, смешанные птицы составляют большинство. Состояние этих птиц смешанного характера описано Алленом следующим образом:

"Как давно известно — действительно, как показал Бэрд в 1858 году, — "промежуточные звенья", или "гибриды", представляют собой постоянно меняющиеся комбинации признаков двух птиц, от особей *C. auratus*, представляющих лишь малейшие следы признаков *C. cafer*, или, наоборот, особей *C. cafer*, представляющих лишь малейшие следы признаков *C. auratus*, — до птиц, у которых эти два признака смешаны примерно в равной степени. Таким образом, у нас может быть *C. auratus* с несколькими красными перьями в черную скуловую полосу или с иглами, лишь слегка окрашенными в оранжевый цвет, или *C. cafer* либо с несколькими черными перьями в красную скуловую полосу, либо с несколькими красными перьями по бокам затылка, либо с зарождающимся, едва заметным алым полумесяцем на затылке. Там, где смешение признаков более выражено, перья могут быть оранжево-желтыми или оранжево-красными, или любого оттенка между желтым и красным, при этом другие признаки двух птиц примерно одинаково смешаны. Но такие примеры являются исключительными, поскольку несимметричное смешение является правилом, поскольку две стороны одной и той же птицы часто непохожи. Перья на хвосте, например, могут быть частично красными, а частично

желтыми, количество желтых или красных перьев различается у разных особей, и очень часто на противоположных сторонах хвоста у одной и той же птицы. Такая же неправильность встречается также, но, по-видимому, реже, в перьях крыльев. В таких случаях перья могут быть в основном желтыми с примесью нескольких красных или оранжевых перьев, или красными с аналогичной смесью желтого. Птица может иметь общую окраску настоящего *кафера* в сочетании с хорошо развитым затылочным серпом или почти чистый *auratus* с красными скуловыми полосками *кафера*. Иногда оперение тела такое же, как у *C. auratus*, а голова почти такая же, как у чистого *кафера*, или может произойти прямо противоположное. Или у нас может быть общее оперение, как у *cafer*, с горлом и макушкой, как у *auratus*, и скуловая полоса либо красная, либо черная, либо смешанная красная и черная, и так далее в почти бесконечных вариациях, поскольку редко можно найти, даже у птиц из одного гнезда, двух особей, похожих по всем признакам окраски. Обычно первый *следкафера*, замеченный у *auratus*, проявляется как смесь красного с черной скуловой полосой, либо в виде нескольких красных перьев, либо в виде окрашивания черных перьев в красный цвет, либо в красный цвет только прикорневой части перьев. Иногда, однако, появляется смесь оранжевых или красноватых игл, в то время как скуловая полоска остается нормальной. У *C. cafer* следы *auratus* обычно проявляются тенденцией к зарождающемуся затылочному полумесяцу, часто представленному всего несколькими перьями с красными кончиками по бокам затылка; в других случаях - легкой примесью черного в красной скуловой полосе".

Такое положение вещей очень несовершенно согласуется с ожиданиями, вытекающими из любой общепринятой теории эволюции. Как и в некоторых примерах, рассмотренных в первой главе, мы имеем здесь две довольно определенные формы, почти родственные, которые, согласно любой эволюционной гипотезе, должны были развиться либо одна из другой, либо обе из третьей формы в не очень отдаленное от настоящего время, поскольку эволюция должна измеряться временем. И все же, хотя промежуточные продукты существуют в некотором количестве, никто ни на мгновение не может предположить, что они являются тем определенным промежуточным продуктом, от которого совместно произошли *auratus* и *cafer*. Невозможно представить, что непосредственным предком этих птиц была мозаика, состоящая из асимметричных пятен каждого вида, но именно таковы многие промежуточные звенья. Не намного легче предположить, что предок был неопишуемым, с компромиссом между развитыми признаками каждого из них, с иглами цвета буйволовой кожи, полосами на скулах, не черными и не красными, со следами полумесяца на затылке и так далее. Подобные монстры-Франкенштейны играли значительную роль в воображении философов-эволюционистов, но если бы это было правдой, что когда-то существовала популяция этих монстров, способная к успешному существованию, несомненно, теперь их следовало бы обнаружить как популяцию, занимающую нейтральную зону между двумя современными формами. Тем не менее, хотя многое еще предстоит сделать для прояснения фактов, одно можно сказать наверняка, а именно, что в нейтральной зоне нет определенного и обычно промежуточного населения, а, напротив, она населена фрагментами двух определенных типов и разными помесями между ними.

С другой стороны, нельзя с готовностью предположить, что одна из форм была родительской для другой. Этот процесс, должно быть, включал как добавление, так и потерю факторов, поскольку, какую бы гипотезу ни приняли, такие изменения должны были произойти. Тщательное статистическое сведение в таблицу того, как эти признаки распределены среди населения смешанной зоны, имело бы большую ценность, и до тех пор, пока это не будет

сделано, мало что можно сказать с уверенностью относительно генетики этих признаков. В коллекции доктора Бишоп из Нью-Хейвена мне было очень любезно разрешено исследовать образец, взятый наугад, рядом друг с другом, в Саскачеване. Было 4 взрослых самки, 2 детеныша; 4 взрослых самца и 5 детенышей. Этого числа, хотя, конечно, и недостаточно, достаточно, чтобы дать некоторое представление о степени определенности, которую характеры обычно проявляют в своих вариациях. Из 15 птиц у 8 были просто желтые перья; у 2 - красные; 1 была почти красной, но с одним желтым хвостовым пером; 3 были среднего размера и 1 была желто-бурой. Что касается скулового пятна, которое можно правильно определить только у взрослых самцов, то 1 было красным, 1 было приблизительно красным, 2 промежуточным. Что касается затылочного полумесяца, то у 4 самок его не было, у 2 самок он был очень слабым; у 7 самцов он был, у 1 был только небольшой полумесяц, а у 1 его вообще не было. Таким образом, в острие игл 10 были определенными из 15; в острие полумесяца 11 были определенными из 15; а в острие скулового пятна только 1 был определенным из 4. Последний признак напрямую зависит от возраста и поэтому имеет меньшее значение, но что касается двух других признаков, то есть некоторые признаки того, что эти факторы проявляют определенность в своем поведении. Следует помнить, что мы не знаем, какой может быть гетерозиготная форма, и в случае с красным и желтым это, вероятно, красновато-желтый оттенок. Заплатки, без сомнения, следует сравнивать с другими хорошо известными пестрыми формами, и в них мы должны предположить разрушение активного фактора, что, вероятно, может быть очень легко. Асимметрия, которую Аллен отмечает как столь заметную особенность, особенно в распределении красных и желтых перьев на хвосте, напоминает асимметрию черных отметин у пестрых канареек. Как хорошо известно исследователям вариаций, *некоторые* пигментные факторы у *некоторых* животных, по-видимому, не контролируются симметрией, в то время как в других конкретных случаях симметрия является правилом. С другой стороны, чернота или покраснение скуловых бляшек, я думаю, как правило, почти симметричны. Следует упомянуть, что две молодые птицы доктора Бишоп принадлежали к одному гнезду: одна самка с *красными* перьями, другой самец с *желтыми*. Оба без полумесяца.

Что касается вопроса о том, встречаются ли определенные комбинации символов с особой частотой, доказательств недостаточно, чтобы дать однозначный ответ. Среди всех птиц, которых я видел в Америке или в Англии, я еще не нашел ни одной, у которой скуловые пятна были бы черными без какого-либо затылочного полумесяца. Однако ни у одного из 8 взрослых, обследованных доктором Бишоп, не было сочетания трех основных признаков, нормальных для *auratus* или для *cafer*.

Помимо двух форм, которые мы до сих пор рассматривали, существует несколько других локальных типов, и они проливают дополнительный свет на проблему. Из них наиболее важным в этой связи является *хризойдес*, который населяет всю южную Калифорнию и материк напротив. Эта замечательная форма, как говорит Аллен, сильно отличается от *auratus*, за исключением того, что у нее желтые перья, как у *auratus*, а не красные, как у *cafer*. Таким образом, мы находим здесь, на крайнем западе всего распространения, тип, совпадающий по одной из своих главных черт с восточным типом. По словам Аллена, между этим и *cafer* промежуточных оценок обнаружено не было. Аллен считает, что этот *chrysoides* связан, скорее, с *mexicanoides*, южной, более мелкой расой с более интенсивной окраской, населяющей Гватемалу, но, как бы то ни было, ее следует рассматривать как *cafer*, которая утратила свои красные перья. Остров Гваделупа у берегов Нижней Калифорнии имеет островную форму. На

другой стороне континента также обитает островная форма *auratus*, обитающая на Кубе, так что ясно, что желтые перья могут распространяться и на тропики.

Приведенный выше отчет во многих отношениях неполон, но его достаточно, чтобы вкратце изложить основные факты. Вся проблема осложняется несомненными последствиями неопределенного объема миграции, и во многих, возможно, во всех округах зимнее население отличается от летнего населения тех же населенных пунктов. Существование этих сезонных приливов и отливов в настоящее время хорошо известно орнитологам, и большинство видов птиц умеренных регионов подвержены им.

Как ни трудно представить себе действительный процесс происхождения двух типов *auratus* и *cafer*, я думаю, еще труднее предположить какие-либо возможные обстоятельства, которые могли бы определить их развитие как отдельных рас или которые могли бы сохранить это различие при создании. Некоторые, без сомнения, будут склонны еще раз воззвать к нашему невежеству и предположить, что, если бы мы только знали больше, мы бы увидели, что желтые перья, черные "усы" и красный полумесяц специально подходят для *auratus* для северного и восточного региона, а красные перья, красные "усы" и отсутствие полумесяца соответствуют *cafer* условиям его обитания. Каждый может судить сам, но мое личное мнение таково, что это тщетное заблуждение, и что лелеять его просто притупляет восприимчивость ума, который, если бы не был занят подобными фантазиями, был бы более готов воспринять истину, когда она, наконец, появится. Подумайте о разнообразии условий, преобладающих в стране, занятой *auratus*—треугольником с вершиной во Флориде и основанием во всем арктическом регионе Северной Америки. Всерьез ли предполагается, что есть какой-то элемент, общий для "условий" такой местности, который требует наличия полумесяца в затылке у мерцающих птиц, хотя птицы района кафе, почти одинаково разнообразные, могут обойтись без одного и того же признака? Достаточно любопытно, что географическая вариация *Sphyrapicus varius*, другого, хотя и совсем другого дятла,[6] показывает, что, наоборот, в восточной форме затылочного полумесяца можно обойтись без него, хотя Западная его принимает.[7]

Аллен указывает на интересный дополнительный факт, что на каждую из двух различных форм, *auratus* и *cafer*, накладывается множество географических вариаций, которые вполне естественно можно рассматривать как климатические. Каждый из них уменьшается в размерах с севера на юг, как это делают очень многие виды.[8] На засушливых равнинах они становятся бледнее и демонстрируют обычные фазы, которые наблюдаются у других птиц, имеющих такое же распространение. Мы вполне можем предположить, что такие различия определяются прямо или косвенно окружающей средой, и мы можем ожидать, что с более полным знанием будет возможно отличить вариации такого рода как в широком смысле экологические от более крупных различий, разделяющих два основных типа *Colaptes*, которые, как я предполагаю, совершенно независимы от таких влияний.

Обычно предполагается, что явления, подобные тем, которые в настоящее время так хорошо известны в случае с *Colaptes*, являются исключительными, и, как уже указывалось, для их возникновения должен сочетаться ряд обстоятельств. Однако я подозреваю, что примеров больше, чем принято думать. По всей вероятности, три формы *Sphyrapicus varius*, *nuchalis* и *ruber* находятся в очень похожем состоянии, хотя детали, насколько мне известно, не проработаны. Сложный пример, который тесно связан со случаем *Colaptes*, был описан Ф. М. Чепменом[9] в тот же день, что и работа Аллена. Это случай с *Quiscalus*, граклями, которые на

Североамериканском континенте имеют три довольно отчетливые формы, о которых Чепмен говорит как о *Q. aeneus*, *Q. quiscula* и *Q. quiscula aglaeus*. Все птицы, что касается пигмента, темно-черновато-коричневые, но голова и мантия имеют металлический отблеск интерференционных цветов, которые у различных форм принимают разные оттенки, голубовато-зеленый, бронзово-зеленый или бронзово-фиолетовый. Детали сложны, и их трудно оценить без реальных образцов, но два распространенных типа достаточно различимы. Птицы населяют всю территорию к востоку от Скалистых гор, *quiscula aglaeus* занимает Флориду и Южные штаты к юго-западу от полосы местности шириной около ста миль, простирающейся примерно от Коннектикута до устья Миссисипи; а *эней* занимает территорию к северу и западу от этой полосы. Обсуждая этот случай, Чепмен выражает ту же точку зрения, что и Аллен в случае с *Colaptes*, что существуют две различные популяции, в значительной степени фиксированные, и что в полосе местности, в которой они встречаются друг с другом, есть беспородная популяция, не имеющая постоянного типа, но демонстрирующая различные комбинации признаков двух основных типов.

Соловьи рода *Helminthophila* представляют собой еще одну иллюстрацию, представляющую особый интерес. Два основных вида - *H. pinus*, у которого желтая мантия и нижняя часть тела, белые полосы на крыльях, черное пятно за глазами и широкая черная отметина на горле; и *H. chrysoptera* с темно-серой мантией и бледно-беловато-серой нижней частью, желтыми полосами на крыльях и серыми отметинами на щеках и горле, где у *pinus* черная окраска. Эти две птицы чрезвычайно различны, и, кроме того, их песни совершенно непохожи. *H. pinus* обитает на востоке Соединенных Штатов вплоть до Коннектикута и Айовы. *H. chrysoptera* - северная форма, распространяющаяся до Коннектикута и Нью-Джерси. Оба - мигранты.

В этих двух штатах, где два типа пересекаются, неоднократно обнаруживались определенные формы, которые были описаны как два разных вида, *Lawrencei* и *leucobronchialis*. Д-р Л. Б. Бишоп и м-р Брюстер показали мне две длинные серии *Helminthophila*, содержащие различные промежуточные классы между четырьмя названными видами, и подробности о них можно найти в книге Чепмена "*Североамериканские славки*" и в статье доктора Бишоп в Auk, 1905, XXII. Хотя персонажи, очевидно, в некоторой степени распадаются, серию легче представить как результат рекомбинации определенных факторов, чем другие, которые я описал. Отличительными признаками являются:

Сосна

1. Мантию и нижнюю части *Желтого* (**r¹**).
2. Полоски на крыльях *белые* (**y²**).
3. Щеки и горло *не черные* (**b**).

Chrysoptera

1. Мантия и нижняя часть *серая* (**y¹**).
2. Полоски на крыльях *желтые* (**y²**).
3. Щеки и горло *черные* (**B**).

Серый пигмент мантии является общим для обоих, но у *pinus* он маскируется желтым, в результате чего получается оливково-зеленый.^[10]

Я в большом долгу перед доктором Ф. М. Чепменом за предоставленную мне цветную табличку, на которой показаны эти различия. Впервые оно появилось в его книге "*Североамериканские соловьи*".

Мы не можем сказать, *желтый* или *не-желтый* обусловлен наличием какого-либо фактора, но мы можем предположить, что тот или иной придает деталям особый цвет. Черный цвет символа 3, без сомнения, является доминирующим. Таким образом, *pinus* становится Y^1y^2b , а *chrysoptera* - в y^1Y^2B . *Lawrencei*, у которого нижняя часть тела *желтая*, надкрылья *белые* и *черные* пятна, называется Y^1, y^2B , а у *leucobronchialis*, у которого мантия и нижняя часть тела *не желтые*, надкрылья *желтые* и *без черных пятен*, - y^1, Y^2b . Это представление, следует четко понимать, является лишь предварительным и приблизительным. Характеры на самом деле не резкие, поскольку существует большая градация; но с учетом эффектов гетерозиготности и некоторого фактического разделения факторов, я считаю, что это дает довольно правильный взгляд на дело. В частности, мы можем видеть, как это преодолевает трудности, которые испытывал Чепмен, принимая *leucobronchialis* как в каком-либо смысле производное от *pinus*, у которого желтая грудка, и *chrysoptera*, у которой черное горло, видя, что у *leucobronchialis* нет ни того, ни другого. Теперь мы сразу понимаем, что эта форма могла быть получена обычным повторным сочетанием отсутствия Y^1 с отсутствием B.

Я также с большим интересом отмечаю, что современные наблюдатели согласны с тем, что так называемые гибриды могут иметь песню либо одного, либо другого вида, либо песню, промежуточную между ними. Можно также добавить, что эти два вида несколько раз были замечены в период размножения в паре друг с другом или с одной из других комбинаций.

Рис. 1. *Helminthophila pinus*, самец.

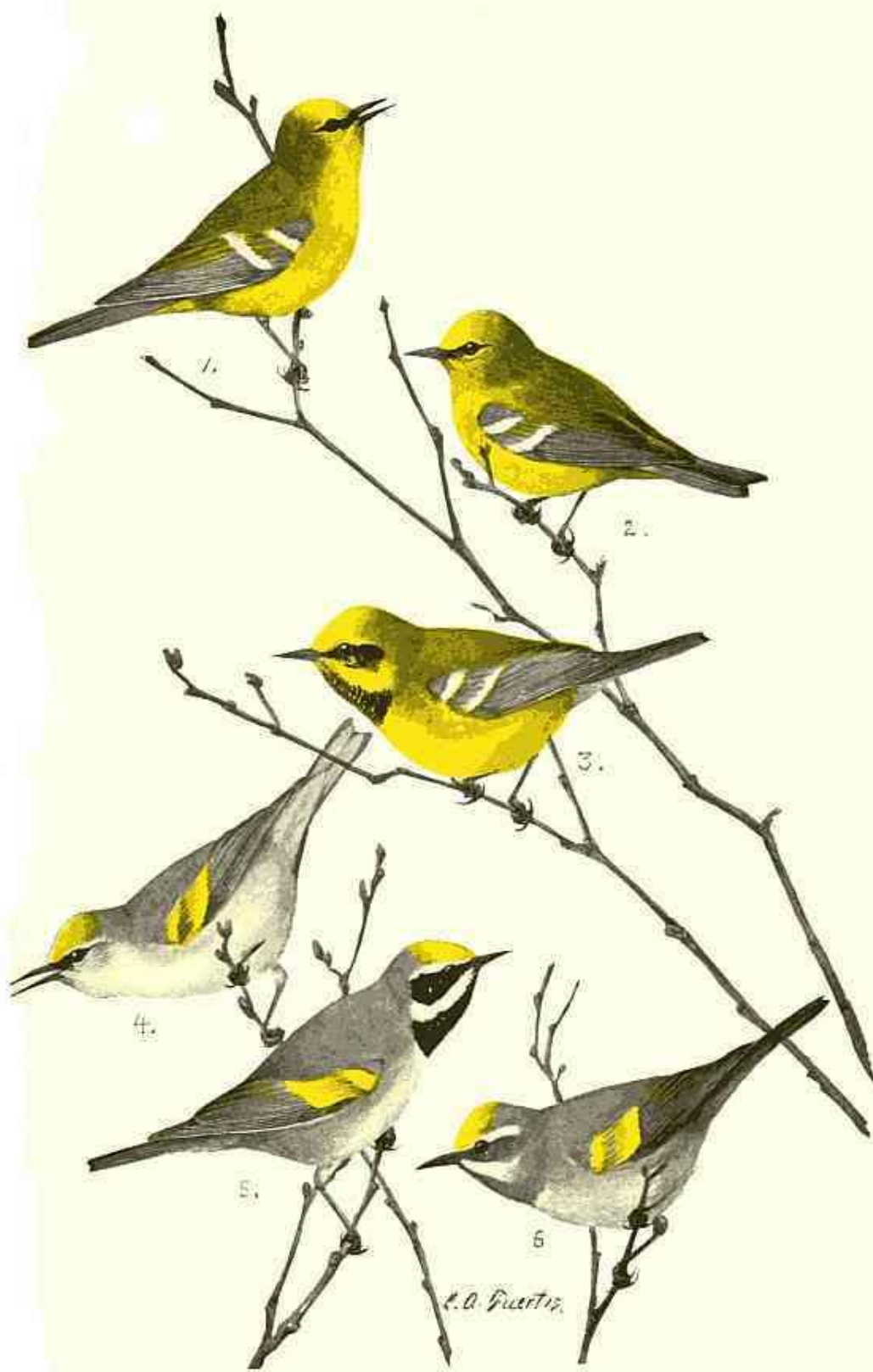
Рис. 2. *Гельминтофила сосновая*, самка.

Рис. 3. "Камышевка Лоуренса", самец; одна из интегрирующих форм.

Рис. 4. "Камышевка Брюстера", самец; другая интегрирующая форма.

Рис. 5. *Helminthophila chrysoptera*, самец.

Рис. 6. *Helminthophila chrysoptera*, самка.



Аллен[11] описал другой превосходный американский образец, синиц из группы *Baeolophus bicolor-atricristatus*. Форма *двухцветная* относится к восточным Штатам и простирается от Атлантического побережья до Великих равнин, а *atricristatus* из восточной Мексики простирается от Вера-Крус до центрального Техаса. В южном и центральном Техасе ареалы размножения соседствуют, и в этой стране встречаются различные промежуточные виды. Основные виды различаются по двум основным моментам.

В. двухцветный

В. atricristatus

Лоб варьируется от *темно-..... тускло-черного с ржаво-коричневым.*

черноголбабелогодоохристо-белого

Макушка и гребень *серые,*
немного темнее спины.

макушка и гребень *черные,* резко

Промежуточные уровни между этими двумя, как обычно, получили конкретные названия. Подробное описание дано Алленом, из которого следует, что градация очень полная. В одном случае все 16 взрослых были промежуточными. Не указано, взял ли коллекционер их наугад, но из местных списков ясно, что типы найдены недалеко от места, где были сняты интерграды.

Другой очень поразительный случай связан с танаграми из рода *Rhamphocelus*. В этой группе есть несколько локальных форм, которые удивительным образом связаны друг с другом. Формы, известные как *passerinii* и *icteronotus*, демонстрируют наиболее четкие явления интерградации. У вида *passerinii* самцы ярко-алые и черные, обитают в Гондурасе и Никарагуа. Продвигаясь на юг вдоль перешейка, мы находим *nex t costaricensis*, самец которого похож на самца *passerinii* (но самка более оранжевая, чем оливково-серая самка *passerinii*). Затем мы прибываем в Панаму, где обитает *icteronotus*, резко отличающийся от *passerinii* тем, что *алый цвет заменен лимонно-желтым*. Тот же самый *icteronotus* встречается снова в чистом виде в Эквадоре и многих других частях Южной Америки; но в Колумбии, *между Панамой и Эквадором*, встречаются алые, как *passerinii*, желтые, как *icteronotus*, и различные промежуточные виды нескольких оттенков оранжевого. *Самцы воробьиных* из Никарагуа неотличимы от самцов из Колумбии, а *icteronotus* из Эквадора такие же, как и в Панаме. Оранжевые интерграды, несомненно гетерозиготные формы, хотя и собраны в той же местности (Медельин, Колумбия), что и несколько чисто желтых и чисто алых, в серии Британского музея выделены как отдельный вид под названием *chrysonotus*! Осложнения возникают из-за отношения этих форм к другому названному виду, *flammigerus*, но для нашей цели мы можем не принимать это во внимание и сказать, что порядок географического следования от Гондураса до Эквадора (1) алый, (2) желтый, (3) смесь видов, алый, желтый, оранжевый, (4) желтый.

Подобные примеры существуют у птиц старого света, но я не знаю ни одного, который был бы изучен так полно, как птицы Америки. Наиболее известным является тот из двух Валиков, *Coracias indicus*, который распространяется из Малой Азии через Персию, Белуджистан, Индийский полуостров и Цейлон, и *affinis*, который простирается от Непала через Ассам, Тенассерим и индокитайские страны. Эти два типа сильно отличаются друг от друга и могут быть различены следующим образом:

С. знак

С. affinis

Мантиятускло-коричнево-каштановая.	Темно-оливково-зеленый.
Грудкакаштановая.	Тускло-фиолетово-коричневая.
Горлопурпурное, с белыми прожилками.	Фиолетовое, с синими прожилками.
Верхние кроющие перья хвостаиндиго.	Бирюзовый.

Крылья у обоих одинаковые. В провинциях Непал, Сикхим и Дарджилинг эти два вида сосуществуют, в результате чего часто регистрируются межвидовые различия. Линия промежуточной классификации простирается до побережья, и в коллекциях имеются птицы, демонстрирующие различные сочетания двух типов из района Калькутты.[12] Корпус интересен тем, что, как и у *Quiscalus*, он демонстрирует серию сочетаний различных металлических цветов. Некоторые из них, вероятно, вызваны появлением пигмента за бороздками или другими уже существующими помехами, но при нынешнем уровне знаний было бы совершенно невозможно предположить, каковы могут быть действительные факторы, вызывающие эти проявления.

Естественно, есть много других случаев среди птиц, которые, как предполагается, в действительности сопоставимы, но по большинству из них доказательств все еще недостаточно. Среди чешуекрылых также есть несколько таких; возможно, наиболее поразительным является вид *Basilarchia "proserpina"*. [13] Род хорошо известен европейским коллекционерам под названием *Limenitis*, из которых у нас в Англии есть один вид, *L. sibylla*, "Белый адмирал". Вид, очень похожий по общему виду на *сибиллу*, распространен в северных частях Соединенных Штатов, простираясь через Канаду и север Новой Англии, но редко южнее Бостона. У этого вида заметные белые полосы поперек обоих крыльев, как у нашей *сибиллы*.

Существует также более южный вид, известный как *астуанакс*, который сильно отличается по своему внешнему виду, поскольку у него нет белых полос и широкая россыпь синих чешуек на задней границе задних крыльев. Эти два явления настолько различны, что не возникнет соблазна заподозрить между ними какую-либо очень тесную связь. В своем распространении *astyanax* описывается Филдом как заменяющий *arthemis* к югу от 42° широты. В Бостоне это встречается гораздо чаще, чем *артемис*.

Эти две формы мало вторгаются на территорию друг друга, но там, где они сосуществуют, встречается третья форма, известная как *прозерпина*, которая занимает почти промежуточное положение, с сильно уменьшенными белыми полосами. В настоящее время нет сомнений в том, что эта *прозерпина* является гетерозиготной формой, полученной в результате сочетания признаков *артемиса* и *астуанакса*. Филду удалось вырастить выводок из 16 особей от матери-*прозерпины*, пойманной в дикой природе, которая отложила 31 яйцо, и из них девять (пять самцов, четыре самки) походили на мать, будучи *прозерпиной*, а семь (четыре самца, три самки) были *артемисами*. Следовательно, не может быть никаких сомнений в том, что мать была оплодотворена самцом *arthemis* и что *отсутствие белой полосы* является фактором, частично доминирующим над *белой полосой*. Другим интересным моментом, который заметил Филд, было то, что самка *прозерпины* отказалась откладывать яйца на березу, тополь или иву, но взяла дику вишню (*Prunus serotina*) - вид, на котором может жить *астуанакс*, хотя известно, что *артемис* не поедает это дерево. Кстати, также наблюдения показывают, что стерильность

нельзя считать той чертой, которая поддерживает отличительные черты *артемиса* и *астуанакса*.

В этой связи *следует упомянуть Папилио орегонию и баирдии*.^[14] *P. oregonia* является одной из многочисленных форм, подобных *махаону*, но более бледной. Это северное насекомое, обитающее в Британской Колумбии к востоку от Каскадного хребта и доходящее до Колорадо. *P. bairdii* - гораздо более темная бабочка, представляющая группу *астерий* рода *Papilio*. Как и у *астерий*, у него брюшко с пятнами по бокам, а не полосатое, как у группы *махаонов*. Он принадлежит Аризоне и Юте, простирающимся до Колорадо. Из Колорадо описана форма *brucei*, более или менее промежуточная, похожая на *bairdii*, но с полосатым брюшком, как у *oregonia*. У. Х. Эдвардс описывает результаты выращивания потомства от матерей, похожих на *bairdii*, и от матерей, похожих на *oregonia*. Было обнаружено, что каждый из них способен иметь потомство обоих видов, то есть самки *bairdii* дали обе формы, а самки *oregonia* - обе формы. Невозможно сказать, кто из них доминирует, поскольку отцы были неизвестны. Исходя из общих соображений, можно ожидать, что форма *bairdii* будет признана доминирующей, но это весьма сомнительно.

В данном конкретном обсуждении я опускаю ссылки на те примеры, в которых устойчиво сложившиеся типы явно связаны с особыми условиями жизни. Там, где между населенными пунктами существуют значительные климатические различия, или когда мы переходим с юга на Север, или с равнин на Высокогорные уровни, мы часто обнаруживаем, что в соответствии с изменением климата происходят изменения в характеристиках вида, общих для обоих. Когда я говорю "вид" в такой связи, я, очевидно, использую термин в широком смысле. Некоторые предпочли бы сказать, что при двух наборах условий существуют *дварепрезентативных вида*. Какое бы выражение ни было предпочтено, ясно, что такие примеры представляют другую фазу проблемы, которую мы только что рассматривали, и в них также у нас есть возможность наблюдать последствия перекрытия двух тесно связанных типов, но есть преимущества в рассмотрении их по отдельности. В приведенных до сих пор примерах, за возможным исключением Папилио,^[15] два фиксированных типа по отдельности распространены в столь обширном регионе, что можно справедливо предположить, что в разных частях они подвержены значительным различиям климата. Насколько нам известно, нет существенной разницы в местах обитания этих двух форм; но при сравнении альпийских форм с равнинными или, по существу, северных форм с, по существу, южными, мы знаем внешнее обстоятельство, температуру, которая, как можно разумно предположить, оказывает прямое или косвенное влияние на популяцию.

ГЛАВА VIII

ЛОКАЛЬНО ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЕ ФОРМЫ. *Продолжение.*

Климатические разновидности

В этой главе мы рассмотрим некоторые случаи, иллюстрирующие явления, сравнимые с только что рассмотренными, хотя, как я уже указывал, они образуют в некоторой степени особую

группу. Выдающийся факт, который отчетливо вытекает из изучения местных форм, заключается в том, что когда два определенных типа, близкородственных и способных к скрещиванию с получением фертильного потомства, встречаются вместе в регионе, где их распределения перекрываются, хотя обычно встречаются промежуточные популяции, обычно или равномерно промежуточной популяции, занимающей область промежуточной популяции, не существует. Я думаю, следует признать, что подобные явления имеют большой вес в любой попытке построить теорию эволюции. Правда, мы должны колебаться, утверждая их позитивное значение, но я не вижу выхода из заключения, что они ставят под серьезное сомнение общепринятые взгляды. Снова и снова возникает один и тот же вопрос. Если *A* и *B* недавно возникли из общей формы, почему эта общая форма настолько полностью утрачена, что даже не сохраняется в области перекрытия? Почти столь же трудно в тех случаях, которые я перечислил, применить конкретные предложения, основанные на какой-либо факториальной схеме. Мы можем видеть, что у *Heliconius erato* тип с красной отметиной на заднем крыле, вероятно, содержит доминирующий фактор, и что там, где красная отметина отсутствует, проявляются металлические цвета; и что аналогично зеленый металлический цвет может иметь другой фактор, который отличает его от синего. Таким образом, мы можем довольно легко представить различные типы *erato* в факторной системе как результат различных возможных комбинаций двух пар факторов. Но на этом мы останавливаемся, и мы совершенно не в состоянии предложить какую-либо причину, по которой одна область должна иметь красный и зеленый шрифт, в то время как другая также должна иметь синий. То же самое с *колаптами* или Соловьями. Применяя факторную систему, правда, несколько небрежным образом, можно представить генетические взаимосвязи типов; но как получается, что каждый тип сохраняет высокую степень целостности в своем собственном регионе, мы можем только представить. Каждая из них на самом деле обладает устойчивостью, которой нет у промежуточных форм, но мы пока не можем проанализировать природу этой устойчивости. Менделевские концепции показывают нам, как путем разделения можно в некоторой степени сохранить целостность факторов, но не объясняют, почему определенные комбинации факторов должны быть исключительно стабильными. Все, к чему нам остается вернуться, - это старые неудовлетворительные предположения о том, что некоторые комбинации *могут* иметь большую жизнеспособность, чем другие, что у подобных *может* быть тенденция спариваться с подобными и так далее.

Эти трудности приобретают более чем обычную силу в тех случаях, когда два фиксированных типа населяют регионы, отличающиеся друг от друга в некоторых отношениях, настолько очевидных и определенных, что мы вынуждены рассматривать каждый тип как климатический и как особо приспособленный к условиям. Когда, например, животное имеет особый тип, который никогда не встречался, кроме как в арктических или альпийских условиях, и другой тип, характерный для равнин и регионов с умеренным климатом, каковы характеристики популяции промежуточных широт или на промежуточных уровнях? Некоторые из примеров, рассмотренных в предыдущей главе, могут быть примерами именно такой природы, но даже если это не так, то в ближайшее время появятся другие, которые, безусловно, являются таковыми. Свидетельства этих случаев наводят на подозрение, что при дальнейшем изучении окажется, что они состоят из двух классов: одни, в которых наблюдатель, переходя от одного климата к другому, обнаружит промежуточную область, фактически занятую популяцией промежуточного характера, и другие, в которых, хотя мы можем предположить сохранение промежуточных условий в переходной области, определенной переходной популяцией нет. Это

прерывистое распределение, насколько я могу судить, представляется гораздо более распространенным из двух. Я не сомневаюсь, что при достаточном поиске можно найти особей, представляющих каждую или почти каждую переходную форму, но, по-видимому, редко можно увидеть *популяции*, соответствующие этим нескольким классам. Этот вопрос в немногих случаях, если вообще был, изучен с точностью, достаточной для получения положительного ответа; но я подозреваю, что реальная и полная преемственность в определяемом таким образом смысле будет обнаружена только там, где характер местных популяций *напрямую* зависит от условий жизни и демонстрирует немедленную реакцию на изменения в них, помимо той отсроченной реакции, которая, как мы предполагаем, достигается отбором. Очевидно, что символ должен быть единым, например, размер, способный к разумно полной градации.

Единственный встреченный мной пример феномена чего-либо похожего на полную интерградацию между локальными видами, действительно различными по виду, - это бабочка *Pararge egeria*. Энтомологам хорошо известно, что это насекомое существует в двух очень разных видах: северном, "Крапчатом лесу" Англии, у которого пятна бледно-беловато-желтые, и южном, имеющем насыщенную буйную окраску, которая, как мы знаем, характерна для *megaera*, "Привратника". Похоже, что Линней дал название *эгерия* южному типу,^[1] а наш собственный теперь называется *эгериды*. Вообще говоря, что касается Великобритании, Франции и Испанского полуострова, то *эгерия* рыжевато-коричневого цвета занимает Испанию и западную Францию вплоть до широты Пуатье, а бледно-желтый *эгеридес* простирается от Шотландии, где он имеет скудное распространение, через южную Англию, где в подходящих местах он обычен, и север Франции до Парижа.^[2] Два типа, расположенные рядом, разительно отличаются друг от друга и являются отличной иллюстрацией того, что подразумевается под климатическими изменениями. Насекомое не очень любит путешествовать и, вероятно, почти никогда не забредает далеко от своего дома. Поэтому, собирая данные с севера на юг, должно быть возможно выяснить, как осуществляется переход, внезапно или постепенно. В разное время я пытался это сделать, но у меня все еще нет точной информации о численности населения в некоторых критически важных районах. В дополнение к информации, полученной из образцов, которые я собрал или видел в коллекциях других, есть хороший отчет об общем распространении в Европе, данный Шпейерами,^[3] которые, очевидно, уделяли этому вопросу больше внимания, чем большинство чешуекрылых, и многие более поздние записи. В частности, Обертюр^[4] опубликовал много подробностей о распространении во Франции в целом, и я особенно признателен г-ну Х. Роуланду-Брауну за длинную серию заметок о распространении во Франции в целом, а также г-ну Х. Э. Пейджу и доктору Т. А. Чепмену, г-ну Обертюру проф. Дж. Арригони дельи Одди, мистеру Х. Уильямсу и другим корреспондентам - за то, что показали мне бланки из многих населенных пунктов. Бабочка по большей части обитает в лесах с лиственными деревьями и в сельской местности, изобилующей высокими живыми изгородями или жестким кустарником. Обычно ее не встретишь в районах с высокой культурой или в очень засушливых регионах. Следовательно, в настоящее время неизбежно наблюдается некоторый недостаток непрерывности в распределении, и я бы подумал, что миля или две пахотных земель без больших живых изгородей представляли бы собой барьер, который вряд ли когда-либо будет преодолен. Личинка питается несколькими грубыми травами, особенно *Dactylis glomerata*. Барретт упоминает также *Triticum repens*. В этой стране зиму обычно проводят на стадии личинок, но я обнаружил, что, по крайней мере, в неволе все происходит нерегулярно. Личинки питаются всякий раз, когда погода не очень холодная, и могут

окуклиться, но если наступают резкие холода, когда они окукливаются или почти выросли, они часто погибают, если их не защитить.

Некоторые авторы говорят о разнице между ранними и поздними выводками, но я никогда не замечал этого и не думаю, что на общий оттенок желтого влияют сезоны года (см. Татт, *Ent. Res.*, IX, 1897, стр. 37).^[5]

Начиная с юга Испании, совершенно молочный вид *egeria* распространен на Гибралтаре в Пробковых лесах, в Гранаде и, несомненно, вообще. Ледерер, как говорят, нашел только этот вид в Испании (Шпейер), и хотя у меня нет точной информации о других местах на полуострове к северу от Хаэна, я почти уверен, что там нет изменений с юга на север.^[6] Непосредственно к северу от Пиренеев мы по-прежнему встречаем *исключительно эгерию*, и, по крайней мере, до Пуатье заметных изменений нет. Но где-то между Пуатье и дном долины Луары в Туре подлинно южный тип заканчивается, и все население Луары начинает относиться к промежуточному типу, который легко отличить как от *эгерийцев*, так и от *эгеридов*. Что касается точного состояния вида в пятидесяти милях, отделяющих Сен-Савен на реке Вьенна от мест на Луаре, то у меня нет адекватной информации. У меня есть только один небольшой образец оттуда, но он действительно содержит насекомых как южного, так и промежуточного типов, взятых в один и тот же день в лесу недалеко от Прейи. Обертюр также утверждает, что в Нанте истинно южная форма существует наряду с северной. Из этого я делаю вывод, что южная форма распространяется вверх по побережью дальше, чем вглубь страны, но я полагаю, что представитель, о котором говорят как о северном, был бы обычным представителем Бретани или промежуточного типа.

Река Вьенна впадает в Луару, поэтому истинно южный тип достигает бассейна Луары. От Луары (Тур, Кормери) на север до Кальвадоса (Баллеруа), насколько я знаю, встречается только промежуточный вид, и тот же тип распространен по Бретани.^[7] В целом, однако, леса близ Парижа имеют совершенно северный тип *эгериды*, но в Сен-Жермен-ан-Ле и в Этампе (Обертюр) популяция приближается к промежуточному типу.

В целом промежуточный тип, безусловно, менее однороден, чем любой из крайних, и самки с двумя центральными пятнами, более бледными или багровыми, чем у остальных, не редкость, но я никогда не брал ни одного на Луаре или в Бретани, которого я бы причислил к какому-либо из крайних типов.

Прежде чем говорить о распространении в других частях Франции и в Европе в целом, я кратко изложу результаты моих селекционных экспериментов. Эта работа была проделана много лет назад, еще до того, как у нас появился менделевский ключ, и мы очень надеемся, что кто-нибудь найдет возможность повторить ее. Скрещивая английский и чисто южный тип, полученные семейства полностью согласуются с промежуточными представителями Бретани и Луары. Взаимные связи схожи. Из F_2 мне удалось вырастить лишь очень немногих, а из тех, что у меня были (около 30), почти все были промежуточными по характеру, хотя, возможно, и менее однородными, чем F_1 . Только в одном семействе, содержащем всего 4 экземпляра, были одни *эгериды* и три промежуточных вида молочая. Поскольку этот случай стоит особняком, я сомневаюсь, стоит ли предполагать, что это из-за какой-то ошибки. Более того, от F_1 , скрещенных обратно с соответствующими родительскими типами, у меня были довольно длинные серии, особенно от $F_1 \times$ южный тип, и, глядя на эти семьи, я не вижу никаких явных доказательств сегрегации. Напротив, я думаю, что, хотя и есть небольшие отклонения, их в

целом можно было бы классифицировать как находящиеся между промежуточным типом и крайней формой, используемой в качестве второго родителя. Это, по крайней мере, верно, когда второй родитель был южного типа.

Основываясь на этих доказательствах, я рассматривал данный случай как случай, в котором нет убедительных доказательств сегрегации, и как наиболее близкий к общепринятому представлению о постепенном переходе в ответ на климатические воздействия. Такое влияние, однако, должно быть косвенным; поскольку я вырастил пять поколений северного типа в Англии, и они, хотя и включали в себя несколько ненормально выглядящих особей в последнем поколении, а затем вымерли, не показали каких-либо заметных изменений по сравнению с малиновой окраской дикого типа. Меррифилд^[8] также обнаружил, что нагрев, применяемый к куколкам северного типа, не приближает их к южному типу.

Рассматривая факты теперь в свете большего опыта, мне кажется вполне возможным, что это может быть случай, в котором, как в случае с пшеницей Нильсона-Эля, доминантный отличается от рецессивного наличием двух пар факторов со схожими эффектами. Малиновый тип, например, может содержать два или более элемента в отдельных парах, которые вместе дают полный эффект, а промежуточный продукт может иметь один из них. Если бы это было так, то, конечно, в конечном итоге наблюдалась бы некоторая сегрегация, но доля различных красновато-коричневых и красновато-промежуточных особей была бы большой, и повторное появление настоящих представителей северного типа могло бы быть редким. Я признаю, что это несколько натянутая интерпретация фактов, и пока она не заслуживает серьезного рассмотрения. Тем не менее, я пришел к некоторым таким ожиданиям отчасти из-за больших трудностей на пути любого другого, отчасти из-за свидетельств небольшой смешанной выборки, найденной в Прейи, и частично из заявлений, данных Обертюром. Кроме того, в общем распространении вида есть и другие особенности, которые делают маловероятным, что зависимость от климата в конце концов может быть настолько сильной. Опубликованные списки, к сожалению, мало полезны при определении того, какая форма встречается в конкретном месте, потому что, поскольку название *Меон* перестало использоваться для обозначения южной формы, среди авторов нет полного единодушия относительно применения названий *эгерия* и *эгеридес*, и, если не будут предоставлены дополнительные сведения, любое название может использоваться для любой формы. Кроме того, трудность возникает из-за того факта, что промежуточный тип вообще не выделяется, и английские коллекционеры, обнаружив его, могут легко записать как южный тип. Из заметки Штаудингера о распределении я заключаю, что он, напротив, относил промежуточный тип к северному типу, как и спейеры. Покойный мистер Дж. У. Татт тщательно различал эти три формы и оставил несколько полезных записей. Следовательно, как ни легко, казалось бы, разобраться в распространении такого знакомого насекомого в его различных модификациях, существуют серьезные практические трудности, и до тех пор, пока не будут сведены воедино длинные ряды с учетом этого особого объекта, останется много неясностей.

Имея перед собой только серии из Англии, западной Франции и Испании, было бы легко рассматривать последовательную серию тонов как справедливый показатель климата; чем ярче цвет, тем жарче можно ожидать в данной местности. Такое грубое соответствие часто можно наблюдать у бабочек и птиц. Становится невозможным рассматривать эти простые взгляды в свете более полных знаний. Начиная с Франции, пышная *эгерия* занимает нижнюю долину Роны, вероятно, значительно выше Лиона, хотя у меня нет точной информации о стране выше

Авиньона. По словам Шпейера, это также относится к департаменту Лозер. Тот же авторитет утверждает, что в Пюи-де-Дом есть "*эгерия*", что, возможно, означает промежуточную форму, причем рыжеватая форма встречается гораздо реже. Далее следует любопытный факт, что, хотя Нижняя Рона (Авиньон, Тараскон, Ним) имеет истинно малиновую форму, Йер, Канны, Грасс, Ницца, Динь и Алассио имеют *промежуточную*. В Савойе есть промежуточный сорт (Шамбери) и, возможно, даже *эгеридес*, хотя на той же широте на западе Франции нет ничего, кроме красновато-коричневого типа. В Шалселе и Безансоне (Ду) встречается обычный северный тип. Швейцария в целом, я полагаю, относится к северному типу, но Штаудингер дает *эгерию* для Вале, а промежуточный вариант встречается в Во.^[9] На южной стороне Альп, вероятно, есть колонии бледных *эгерид* и промежуточных видов. Орта с очень жарким летом имеет английский тип (Татт, *Ent. Rec.*, XII, 1900, стр. 328). В Локарно есть промежуточное звено (*там же.*, XV, 1903, стр. 321). Северная Италия в целом и западный Пьемонт имеют промежуточное звено; но дальше на юг начинается *эгерия*, в каком регионе я не знаю. Шпейер, опираясь на свой собственный авторитет, делает замечательное заявление о том, что во Флоренции встречаются обе крайности, но в основном это промежуточное звено между ними. Мистер Р. Верити, однако, любезно сообщает мне, что по его опыту это не так и что ни настоящий южный тип, ни северный там не встречаются. Сардиния, Сицилия, Крит - все имеют южный тип. В Греции, вероятно, есть разные типы. Штаудингер (*Hor. Ross.*, VII, 1870, стр. 78) говорит, что промежуточные образцы, напоминающие Милые типы, распространены повсюду, но из "Греции" в Британском музее есть серия, которая сошла бы за английские образцы; и тот же тип встречается близ Константинополя. Остров Корфу имеет бледный промежуточный вид, отличный от *эгеридеса*, но приближающийся к нему. В Румынии все три формы зарегистрированы в разных местах: *эгерия* в Добруче; не совсем типичная (предположительно промежуточная) в Бухаресте; промежуточная в различных горных местностях, а также в Македонии и Далмации; но *эгериды* в Азуге на высоте около 3000 футов.^[10] В Венгрии также есть настоящие *эгериды*. (Ср. Караджа, *Deut. Ent. Zt.*, IX, стр. 58.) Мэтью записывает то же самое из Галлиполи (*E. M. M.*, 1881, стр. 95). Штаудингер не отличает промежуточные районы от северных, но он дает "*рекомендации*" для Армении и Ферганы (Центральная Азия). В противовес простой близости большой горной цепи, которая удерживает население Ривьеры на промежуточном уровне, можно упомянуть тот факт, что северные предгорья Пиренеев имеют чисто южный тип климата, и климат Камбо, несомненно, должен быть намного прохладнее, чем в Ницце. Точное местонахождение греческих образцов не указано, но не может быть такой части Греции, где летом не намного жарче, чем в Бретани, или кальвадоса среднего, а не английского сорта.

Перед лицом этих фактов едва ли можно утверждать, что средняя температура является эффективной причиной особого тона окраски, который бабочка демонстрирует в данном регионе. Тем не менее, очевидно, что климат играет важную роль в определении распределения. Примечательно, что, хотя бледные *эгериды* могут прижиться в теплом климате, мы никогда не находим *эгерию* в холодном климате, и даже промежуточный вид не встречается в местах с суровой зимой. Я подозреваю, что распределение выводков в течение года и состояние животного при наступлении сильных морозов - это особенности, которые действительно определяют, может ли штамм жить в определенном месте или нет. Хотя истинность этого предположения не может быть проверена экспериментами в неволе, которые сразу же вносят беспорядки, я склоняюсь к мысли, что у *эгерии* нет подходящей периодичности для северного климата. Если бы он мог организовать свою жизнь так, чтобы популяция состояла либо из молодых личинок, либо, возможно, из полностью сформированных куколок^[11] с

наступлением зимы, он мог бы, по какой-либо очевидной причине обратного, быть в состоянии жить в Англии. Он неправильной формы, "поливольтинный", как говорят заводчики шелкопряда, и как только немного тепла способствует его размножению, появляется новое поколение, которое, если заморозки наступают в неподходящий момент, немедленно уничтожается. Многие виды постоянно выбрасывают особей, которые быстро питаются[12] и появляются сразу, если позволяет температура, и я полагаю, что вид сатирид, полностью или в значительной степени представленный такими особями, вряд ли смог бы выжить в стране, где была суровая зима. Для такого климата вполне может оказаться необходимой определенная периодичность в появлении выводков. Но если предположить, что *эгерия* по этой причине отрезана от холодного климата, то пока нет ничего, что связывало бы эти привычки с малиновой окраской, и до тех пор, пока размножение не будет проведено в удовлетворительных масштабах, говорить больше не о чем.

Время от времени появляются сообщения о том, что отдельные экземпляры, более или менее обильные, были пойманы в южной Англии, особенно в Нью-Форесте.[13] Было бы интересно узнать, какое потомство могли бы произвести такие особи. Из приведенных в настоящее время свидетельств можно составить некоторое представление как о силе, так и о слабости случая, рассматриваемого как случай непрерывных климатических изменений. Я не знаю другого столь же удовлетворительного решения. Независимо от того, будет ли доказано, что имеет место определенное смешение промежуточных звеньев с любой из крайних, этот случай существенно отличается от рассмотренных в предыдущей главе тем фактом, что в любом случае нет общего наложения форм. У вида, столь мало склонного к блужданиям, действительно, вряд ли можно было ожидать совпадения. Именно это обстоятельство делает этот вид исключительно подходящим объектом для изучения климатических влияний, и я верю, что энтомологи, обладающие соответствующими возможностями, могут быть расположены к дальнейшему изучению фактов.

Точно так же, как у многих видов, таких как *эгерия*, есть разновидности, которые можно рассматривать как адаптированные к северным и южным регионам, так и у некоторых низменных и альпийских форм, совершенно отличающихся друг от друга. Каждый такой случай представляет собой пример проблемы, которую мы рассматривали. Когда собиратель переходит с равнин в Альпийский регион, как он обнаружит, что осуществляется переход от одной формы к другой? Уступает ли низменная форма место альпийской форме внезапно, с регионом, в котором они смешаны, или он найдет зону, населенную промежуточным населением? Я потратил много времени на изучение фактов в случае с *Pieris napi* и его альпийской женской разновидностью *bryoniae*, и хотя есть много сложностей, которые еще предстоит прояснить, нет никаких сомнений относительно основных направлений ответа. Если в какой-либо долине в Альпах, населенной как *напи*, так и *бриониями*, коллекционер соберет все возможные экземпляры, начиная со дна и поднимаясь до 7000 футов, он сначала не получит ничего, кроме *напи*. На высоте около 2500 футов он может случайно поймать *брионию* летящую вместе с *напи*. После 3000 футов *напи* обычно прекращается, и встречаются только *брионии*. В качестве исключения колонию *напи* можно встретить на гораздо больших высотах. Однажды я обнаружил их в большом количестве на высоте около 6000 футов.[14] Они не только были лишены каких-либо следов модификации в направлении *bryoniae*, но и относились к совершенно южному типу *napi*, являясь поздним выводком того крупного и очень бледного вида (*meridionalis*), почти лишенного как темных прожилок сверху, так и зеленых снизу, которые распространены на берегах Лаго Маджоре и в других жарких южных местностях. Неподалеку на

том же уровне в изрядном изобилии встречались типичные *bryoniae*. Иногда можно встретить промежуточное звено. Я сделал несколько снимков, например, в Макуньяге и в Фобелло. Однако, по моему опыту, они являются редкостью в Альпах. Fleck[15] содержит заметки о распространении в Румынии, которые показывают такое же положение вещей. Низменная форма не трансформируется, хотя встречается на больших высотах, а на Азуге (почти 3000 футов) *bryoniae* встречается лишь изредка с "*flavescens*", то есть промежуточными представителями второго выводка.

Если бы это были все доказательства, мы были бы удовлетворены тем, что равнинный и альпийский типы практически различаются, иногда пересекаясь, но редко скрещиваясь. Останется проблема в том, как сохраняется четкость этих двух типов в области наложения? В настоящее время, я полагаю, мы должны склоняться к ответу на этот вопрос, ссылаясь на сегрегацию и, возможно, апеллируя к избирательному спариванию. Предположение о том, что сегрегация действительно имеет место, безусловно, в какой-то степени верно. Однако на этом пути есть трудности, и весь предмет является очень сложным. Мои собственные эксперименты проводились в доменделевские времена и не были организованы с той простотой, которая, как мы теперь знаем, является существенной. Полученные результаты не являются ни достаточно обширными, ни достаточно ясными, чтобы разрешить множество сопутствующих вопросов, которые необходимо рассмотреть, и работу следует проделать заново. Тем не менее, некоторые заметки из наблюдений могут иметь наводящую на размышления ценность.

Когда я начинал, я недостаточно понимал, что группа "*напи*", исключая североамериканские формы и азиатских представителей, имеет по крайней мере три основных типа в Западной Европе. Различия, с которыми нам приходится иметь дело, проявляются только у самок, поэтому в этом отчете сведения о самцах по большей части опущены. Это (1) наш собственный британский *парі*; (2) форма, встречающаяся на юге, от Луары вниз по течению, и в Итальянских Альпах, о которой, я думаю, можно говорить как о *meridionalis*; (3) *bryoniae*, которая является формой, четко распознаваемой только у самок, и встречается только в арктических регионах и в Альпах выше 2500 футов. У первых двух есть несколько выводков, два, три или больше, в зависимости от возможности, и первый выводок отличается от более поздних. У *парі* отметины на верхней поверхности темно-серые, но у *meridionalis* они бледно-серебристо-серые и гораздо менее обширные. У более поздних выводков *напи* общее раздражение жилок гораздо меньше, а пятна выделяются как более четкие и черные. Эти различия сильно различаются по степени акцентированности. У *meridionalis* более поздние выводки полностью отличаются от первых. Вместо серебристых отметин у них основной окрас совершенно белый, с крупными и полностью черными пятнами. На нижней стороне задних крыльев обычные зеленые прожилки почти отсутствуют, и я видел особей, которых с трудом можно было отличить от *трапай*. К этим более поздним выводкам иногда применяется термин *параеае*, но здесь я использую *meridionalis* для обозначения южной расы в целом, поскольку это применимо ко всем выводкам.

Самка *bryoniae* совершенно не похожа на других. Основной цвет - ярко-желтый, и каждый нерв густо покрыт коричневым пигментом, который часто распространяется так далеко, что почти полностью скрывает почву на передних крыльях. Самцы, соответствующие этим самкам, не совсем отличаются от самцов наших собственных *напи*. У обоих полов зеленые прожилки на нижней стороне заднего крыла полностью развиты, несколько больше, чем обычно у низинных

рас, но на самом деле это не является диагностическим признаком разновидности. Первая серьезная трудность возникает в связи со вторым выводком *bryoniae*. Указано, что есть только один выводок, [16] но я совершенно уверен, что иногда появляется второй выводок, и что самки с желтым основанием и уменьшенной иррацией жилок, что не такая уж редкость в итальянских Альпах с июля по август, обычно являются его представителями. Такие насекомые, конечно, были бы отнесены к *bryoniae* в коллекциях.

Мои эксперименты начались с яиц самок настоящих *bryoniae*, выловленных примерно на высоте 2500 футов в начале июля. Они появились в августе-сентябре в виде промежуточных продуктов с желтой поверхностью и примерно вдвое меньшим количеством черного на верхней поверхности, чем у *bryoniae*. Они в точности похожи на промежуточные продукты, обычно встречающиеся в природе, и в свете более позднего опыта я рассматриваю их как естественные формы F₁, и я думаю, что матери были оплодотворены самцами *napi*, хотя я признаю, что ввиду редкости естественных промежуточных продуктов это предположение вызывает трудности. Три из этих самок были спарены с самцами, выращенными от чистокровных самок *meridionalis*, и было произведено три семейства. У двух из них были отчетливые признаки сегрегации, некоторые были желтыми, а некоторые белыми с различными промежуточными степенями, некоторые были не чернее, чем *meridionalis*, а некоторые доходили до темного промежуточного типа. Часть появилась той же осенью; а часть перезимовала, превратившись в весеннюю *меридиональную* форму, или в особый тип, который, как я впоследствии узнал, называется весенней формой F₁. Различия между этими несколькими формами были довольно резкими. Но потомство третьей самки дало серию, практически непрерывную от *меридионального* типа до типа F₁. Работа последующих лет дала столь же необычные результаты, которые можно было адекватно описать только очень подробно. Итог, однако, можно резюмировать в утверждении, что есть доказательства того, что и желтая основа, и темные прожилки обусловлены факторами, но их несколько и что несовершенная сегрегация не является редкостью, приводя к различным стадиям восстановления. Желтый фон может быть обусловлен одним фактором, а несколько оттенков могут быть результатом неравномерного доминирования, но черные отметины, когда они полностью развиты, я думаю, не могут быть результатом менее чем трех факторов: одного для базального потемнения, одного для общего неровного окрашивания и одного для краев. Вероятно, также увеличение пятен вызвано четвертым фактором.

По моему опыту, не было больших трудностей с тем, чтобы заставить различные формы спариваться в неволе. Были предприняты некоторые попытки выяснить, выбирали ли особи того или иного типа партнеров своего типа, отдавая предпочтение товарищам другого типа, но результаты оказались неубедительными. Были некоторые указания на такое предпочтение; хотя из-за невозможности судить, насколько многое из этого может быть связано с другими обстоятельствами, я не смог прийти к положительному выводу на основе довольно скудных свидетельств.

Недавно Schima [17] дал тщательный и подробный отчет обо всех формах, встречающихся в Нижней Австрии, которые он перечисляет под 14 различными названиями сортов. Он дает полные ссылки на предыдущие отчеты, особенно на прекрасные пластинки, недавно опубликованные Роджером Верити. [18] Изучение этих и моих собственных образцов убедительно свидетельствует о том, что несколько форм обусловлены рекомбинацией названных мною факторов. Среди тех, кого я вывел, есть представители большинства, если не всех типов, перечисленных Шимой, в дополнение к другим любопытным формам. Например, у

меня есть отметины *bryoniae* на фоне практически белого; темные прожилки с пятнами почти исчезли; *meridionalis* на желтом фоне; промежуточное количество черного на белом фоне и т.д. Последнее название может встречаться в диком виде, и у меня есть одно из Макуньяги, а также одно, подаренное мне мистером Ф. Гейнером из Лулео (Лапмарк).

Чтобы получить действительно точные знания о количестве факторов и их свойствах, необходимо было бы повторить эту работу. После начала я допустил ошибку, используя британский *pari* вместо *meridionalis*, и из-за этого результаты были сильно запутаны. Контраст между *meridionalis* и различными темными формами намного больше, и поэтому классификация типов была бы проще. Британская форма, предположительно, *меридиональная* плюс фактор базальной пигментации. Проблема сильно осложняется дифференциацией сезонных форм. Первый момент, который необходимо определить, заключается в том, способны ли *bryoniae* произвести второе потомство, когда они полностью чистокровны, и является ли такое второе потомство, как я подозреваю, обычно промежуточным по признакам.

В Альпах обычно нет определенно промежуточной популяции; я полагаю, что такая популяция не встречается и на севере, где *arctic bryoniae* встречается *напи*, но относительно этого у меня нет точной информации. Однако следует упомянуть об одном любопытном факте, а именно о том, что в Медлинге близ Вены существует популяция, которую, вероятно, можно с полным основанием так охарактеризовать. Это ни в коем случае не альпийская местность и, как мне сказали, ничем очевидным не отличается от других пригородов Вены. Доктор Х. Пшибрам был настолько любезен, что прислал мне набор, взятый в этом месте, представляющий второй выводок, и они были явно разнородными, начиная от промежуточной формы, такой как *bryoniae*, которую обычно производит *pari*, до светло-желтоватого типа второго выводка с небольшим количеством темного пигмента. Есть также две настоящие *брионии*. Встречаются ли там и настоящие *pari*, я не знаю, но я не сомневаюсь, что они есть. Было бы неплохо провести статистическое исследование популяции Медлингов и произвести потомство от промежуточных представителей, которые, возможно, не окажутся гетерозиготами. Есть также записи о том, что такие промежуточные соединения время от времени обнаруживаются в некоторых частях Ирландии, на севере Шотландии и в южном Уэльсе, [19] но я не знаю ни о какой регулярной колонии этих форм. Мы едва ли можем избежать вывода о том, что один или несколько факторов, составляющих *bryoniae*, могут переноситься этими промежуточными соединениями. Не ясно, почему при их скрещивании иногда не образуются настоящие *брионии*. Если бы это произошло, велика вероятность, что этот факт стал бы известен коллекционерам, по крайней мере, в британских населенных пунктах. Отсутствие настоящих *брионий*, я думаю, следует понимать как отсутствие какого-либо существенного фактора в этих промежуточных соединениях.

Подводя итог доказательствам, можно следующим образом перечислить очевидные факты:

1. *Pari* и *bryoniae*, или в итальянских Альпах, *параеае* и *bryoniae* часто встречаются друг с другом.
2. Они без труда скрещиваются, производя плодовитое потомство.
3. Но на уровнях, на которых они перекрываются, промежуточной популяции нет, а есть только случайные промежуточные особи.

4. В определенных частях распространения *pari* иногда встречаются подобные промежуточные соединения, и в одном месте (Медлинг) они встречаются так часто, что, по-видимому, образуют колонию.

5. Что касается генетических связей этих двух форм, то полной уверенности нет. В некоторых случаях наблюдались признаки сегрегации, но на это влияет несколько факторов, и они подвержены некоторому распаду.

Другая форма, в которой я пытался исследовать ту же проблему, - это *ценонимфа аркания*, у которой есть одна альпийская форма, известная как *дарвиниана*, и другая, *сатирион*. Называя *сатирион* формой *аркании*, я следую за Штаудингером и другими авторитетами, но я никогда не был вполне удовлетворен тем, что это следует рассматривать именно так. Различия между *arcania* и *darwiniana* по существу являются различиями в степени; *C. arcania* встречается в местах, где есть укрытие, и достигает в долинах обычно такой высоты, как смешанные леса из лиственных деревьев, что составляет около 2500 футов. Разновидность *darwiniana*, напротив, является насекомым, обитающим на безлесных склонах холмов, и я рассматриваю ее как карликовую и, возможно, низкорослую форму. Меня бы не сильно удивило, если бы я обнаружил, что при соблюдении хороших условий *arcania* можно было бы вырастить из яиц *darwiniana*, или что если бы личинки *arcania* голодали, они могли бы дать начало бабочкам *darwiniana*. Я безуспешно пытался вывести этот вид, так как личинки были потеряны из-за болезни. Обычно не ловят *arcania* и *darwiniana* на одном и том же участке, и поскольку *Festuca ovina*— типично горная трава - является обычным пищевым растением *darwiniana* нет никаких сомнений в том, что *arcania* питается какой-то другой травой, вероятно, лесными видами. Обычно встречаются колонии *arcania* разного размера и яркости, и хотя образец *arcania*, искусно выращенный из теплой итальянской древесины, представляет собой разительный контраст с *darwiniana* с альпийского пастбища, безусловно, можно получить образцы, которые соответствуют всем грациям. Как правило, выборка из данной местности довольно однородна.

О *сатирионе* у меня мало личного опыта. Я находил его только дважды, а именно в Зинале и в Гальштате в Австрии, но он встречается в Церматте, Аролле и в нескольких швейцарских местностях выше 5000 футов, и я понимаю, что это типичная альпийская форма в Энгадине. С его потемневшим цветом и уменьшенными размерами вполне можно было ожидать, что это еще одна низкорослая форма *darwiniana*. И все же я никогда не видел, чтобы один преуспевал в другом на более высоких уровнях. Если *darwiniana* появится при достижении альпийских условий в долине, то она будет встречена на самом высоком уровне, на котором обитают такие бабочки. Татт придерживался мнения, что *сатирион* - это отдельный вид.^[20] Однажды на вершине Верхнего Рейнтала я поймал образец *darwiniana*, некоторые из которых (самцы) были такими темными, а глазные пятна были так слабо развиты, что выглядели как переходы к *сатириону*. В остальном я никогда не находил таких переходных форм, и они, безусловно, исключительны. Далее есть запись^[21] о том, что *сатирион* был снят летящим с *арканией*. Я предполагаю, что это было недалеко от Сузы, на высоте около 2000 футов. У мистера Х. Э. Пейджа есть похожие образцы из Кауда и из Санкт-Антон (Арльберг). Однако самки, как мои, так и мистера Пейджа, светло-коричневые, совсем не похожие на самок *аркании* и темного зинала *сатириона*. Поднятая таким образом трудность, я думаю, еще не рассматривалась властями, и вполне возможно, что альпийских форм *аркании* на самом деле три, а не две.

Собранные вместе свидетельства, я думаю, предполагают, что *darwiniana* связана с *arcania* так же, как многие альпийские разновидности растений связаны с хорошо развитыми особями более низких уровней. Я не ожидаю, что у этих насекомых будут обнаружены факторные различия, и ни в коем случае не исключено, что различия между ними являются прямыми следствиями изменившихся условий. Отношения *аркании* к *сатириону* более сомнительны, и в этом случае можно, по крайней мере, заподозрить факторную разницу.

Виды рода *Setina* имеют альпийские формы, которые сходятся в том, что обладают характерным расширением черного пигмента, образующего расходящиеся соединения между пятнами на крыльях. Шпейер, подробно обсудивший взаимосвязи этих форм, [22] подчеркивает отсутствие подлинных переходных форм между *aurita* и разновидностью *ramosa*. Оба являются горными насекомыми, но *рамоса* простирается до уровней выше, чем тот, на котором *аурита* заканчивается, что составляет около 4000 футов. Эти две формы часто летают вместе. Спейер говорит, что его брат усердно искал переходные формы на уровне перекрытия, но не нашел ни одной, так что, по крайней мере, их можно считать редкими. Разновидность *ramosa* нередко встречается на гораздо более низких уровнях (например, Кьявенна, 1020 футов; Реусстал, 1500 футов) и простирается до постоянных снегов. Однако в коллекции Британского музея я видел несколько произведений, которые мне следовало бы расценивать как переходные. Шпейер, возможно, классифицировал бы как *ramosa* все, у которых были объединены пятна центрального поля, и отнюдь не маловероятно, что при скрещивании окажется, что такие особи гетерозиготны. [23]

Едва ли может быть сомнение в том, что различие между *ауритой* и *рамосой* факторное, излучающая *рамоса*, вероятно, имеет фактор чередования. В поддержку этой точки зрения можно упомянуть наблюдение Буадувалю, [24], касающееся гинандроморфной особи, которая была *ауритой* мужского пола с одной стороны, и *рамозой* женского пола с другой. Шпейер делает еще одно замечательное замечание. Он указывает, что простое представление о том, что радиация является простым следствием пигментации, обусловленной климатом более высоких уровней, не очень соответствует фактам, потому что размер пятен сильно различается в самой *аурите* на любом уровне, и у представителей низменностей на самом деле может быть больше черного, ограниченного только пятнами, чем у некоторых *рамозы*, у которых пятна и линии вместе взяты. [25]

Две саламандры, *S. maculosa* и ее альпийская форма *atra*, вполне могут служить доказательством, относящимся к одной и той же проблеме. Эти два вида, конечно, очень отличаются друг от друга не только по цвету (*maculosa* имеет желтые или оранжевые пятна, в то время как *atra* полностью черная), но и по способу размножения, особенности, о которой пойдет речь в следующей главе. Однако я не могу найти никаких свидетельств перекрытия этих двух форм. *S. atra* встречается примерно на высоте 3000 футов или чуть меньше и достигает больших высот в Восточных Альпах, но я не знаю, встречаются ли эти две формы когда-либо в одних и тех же местах. Лейдиг, [26] Буленджер, [27] и большинство современных авторитетных источников рассматривают эти два типа как отдельные виды, но они в любом случае тесно связаны, и было бы интересно иметь точное знание их географических границ.

Читатель, ознакомившийся с приведенными случаями, оценит трудности, с которыми приходится сталкиваться при любой попытке объяснить факты рациональным способом. Как всегда в проблеме Эволюции, необходимо ответить на два отдельных вопроса. Во-первых, как

возникла рассматриваемая форма, и, во-вторых, как ей удалось сохранить себя так, чтобы стать расой? Свидетельства местных форм, хотя и очень далеки от того, чтобы давать полные ответы ни на один из этих вопросов, определенно опровергают популярное представление о том, что новая раса возникает в результате трансформации более старой расы. Если бы имела место постепенная массовая трансформация такого рода, мы, безусловно, должны были бы ожидать, что когда два типа, почти родственные и способные к скрещиванию, перекрывают друг друга в своем географическом распределении, обычно существовала бы промежуточная популяция. Если каждый тип может поддерживать себя, и если каждый возник в результате постепенной трансформации, то должно было существовать промежуточное звено, способное существовать и поддерживать себя как популяцию; и если это когда-либо было, то, несомненно, в области перекрытия, это промежуточное звено должно сохраняться. Особенно если такая популяция должна быть обнаружена, когда два крайних типа являются адаптационными формами, а область перекрытия является областью промежуточных условий. Но из рассмотренных нами примеров есть только один, тот, что относится к *паразитическим эгериям* и *эгеридам*, который вообще можно так интерпретировать, и даже в этом случае не исключено, что более тщательное наблюдение выявило бы разрыв между крайними значениями и общепризнанно нормальной промежуточной популяцией. Однако, допуская предварительно, что этот пример в его нынешнем виде согласуется с общепринятой теорией эволюции, я не знаю, где нам следует искать другой случай, столь же хороший. Когда различия возникают в результате прямого влияния условий, действующих в течение жизни особей, несомненно, могут быть получены примеры промежуточных популяций, занимающих области с промежуточными условиями. Например, многие альпийские растения, похожие на дерн, при защите от воздействия окружающей среды и надлежащем питании могут вырасти такими же крупными, как растения того же вида, встречающиеся в долинах, и в случае такого количественного эффекта промежуточные условия, несомненно, могут привести к появлению промежуточных признаков.

Однако даже эти примеры не очень многочисленны, и часто промежуточная местность имеет не форму, промежуточную между двумя крайними местностями, а какую-то третью форму, отличную ни от той, ни от другой. Так обстоит дело, например, с фауной солоноватых вод. Нас учат верить, что пресноводная фауна произошла от морской фауны, каковой она вполне могла быть; но, как хорошо известно изучающим ракообразных и моллюсков, солоноватые водные формы, как правило, не являются промежуточным звеном между пресноводными и морскими видами, но чаще всего это особые формы, принадлежащие к солоноватым водам, обладающие особым свойством переносить широкий спектр условий и жить без видимых изменений в водах самого различного состава и плотности, на что способны очень немногие морские или пресноводные виды.

Иногда различие между местными расами, как у *Rhamphocoelus passerinii* и *icteronotus*, можно с уверенностью рассматривать как результат одного простого менделевского фактора, присущего одной расе и отсутствующего у другой, но я думаю, что чаще, как у *Colaptes* или разновидностей *Pieris napi*, следует предполагать существование нескольких различных факторов. Как мы видели, расы *колаптов* почти без сомнения показывают, что в разных областях по крайней мере три различных факторных комбинации могут быть увековечены в виде рас.

В распределении изменчивости мы находим, я думаю, некоторый намек на этапы, с помощью которых рассматриваемые явления достигли своей нынешней стадии, и я склонен

рассматривать факты, столь хорошо засвидетельствованные на примере наших собственных меланиновых мотыльков, как истинное указание на этот процесс. Следуя этому указанию, мы должны рассматривать изменение характера популяции как начинающееся спорадически, с появлением различных особей, возможно, только одной изменяющейся особи, только в одном месте. Что касается того, *почему* разнообразие должно увеличиваться в численности, у нас нет ничего, кроме простых предположений, и в настоящее время мы должны просто признать тот факт, что это возможно. Я вполне склонен признать, что такое выживание и замена могут быть разумно восприняты как указание на то, что пришедшая на смену раса обладает некоторой превосходящей способностью отстаивать свои права. Тем не менее, представляется в высшей степени маловероятным, что внешний и заметный характер или признаки, которые, как мы признаем, отличают расу, должны быть реальными чертами, которые эффективно способствуют этому результату.

При обсуждении географического распространения в связи с проблемами происхождения обычно говорят, что очень близкие виды обычно занимают разные территории, в то время как другие компетентные наблюдатели утверждают прямо противоположное. Недавно, например, доктор Р. Г. Ливитт[28] опубликовал важную подборку доказательств, подтверждающих последнее предположение, взятых главным образом с ботанической стороны, показывающих, как во многих родах два или более близкородственных вида сосуществуют, часто без промежуточных звеньев, в одних и тех же местностях и, таким образом, могут даже находиться в компании на протяжении всего их распространения. Различие во мнениях, очевидно, возникает из-за путаницы относительно смысла, в котором понимается и применяется термин "вид". Ливитт, например, откровенно следует за Джорданом и, среди современных исследователей, Сарджентом в применении тщательного анализа и обозначении как видов всех форм, которые отличаются друг от друга и правильно размножаются. Против такого использования термина я не знаю обоснованных возражений[29] но должно быть очевидно, что если другие придерживаются другой практики, то при обобщении наблюдений в общих утверждениях может возникнуть путаница. Мы рассмотрим этот вопрос снова в другом месте, но здесь, возможно, будет достаточно сказать, что теперь вряд ли можно сомневаться в том, что количество этих ассоциированных видов, таких как выделенный Иорданом, представляет собой различные комбинации присутствия и отсутствия менделевских факторов. Это ни в коей мере не ослабляет аргумент, который Ливитт основывает на фактах, а именно, что наблюдаемое распределение этих форм согласуется с предположением об эволюции, в значительной степени прерывистой.

С другой стороны, на тех, кто пришел к мнению, что почти родственные виды обычно занимают различную территорию, вероятно, большее впечатление производят признаки, отличающие географически различные или адаптирующиеся расы, поскольку подлинные промежуточные звенья между ними встречаются реже. Эти географические расы, без сомнения, могут содержать различные дифференцированные формы; но когда все они живут вместе, обычно можно обнаружить случайные промежуточные признаки даже в случае обычного разделения признаков. Эти выделяющиеся формы Джордан, несомненно, определил бы как виды, и следует признать, что до сих пор не было дано физиологического определения, которое последовательно исключало бы их.

ГЛАВА IX

ПОСЛЕДСТВИЯ ИЗМЕНИВШИХСЯ УСЛОВИЙ: АДАПТАЦИЯ

При попытке постичь процесс, посредством которого могла произойти эволюция, первое явление, которое необходимо распознать и объяснить, - это специфические различия. С этим осознанием определяется контур проблемы. Вторым преимущественным фактом является адаптация. Формы жизни *в целом* подразделяются на виды, и эти виды *в целом* приспособлены и соответствуют местам, в которых они обитают. Для многих исследователей Эволюции адаптация оказалась настолько более интересной и впечатляющей, чем видовое разнообразие, что они предпочли ей первое место в своих рассуждениях.

Независимо от того, является ли это, как я полагаю, инверсией логического порядка или нет, существует одно наиболее серьезное практическое возражение против такого предпочтения, заключающееся в том, что, хотя видовое разнообразие является предметом, который может быть исследован как с помощью изучения вариативности, так и с помощью аналитического аппарата, разработанного современной генетической наукой, у нас нет очень эффективных средств прямого решения проблем адаптации.

Отсутствие какого-либо определенного прогресса в генетике в прошлом столетии было в значительной степени обусловлено исключительным значением, придаваемым проблеме адаптации. Почти все споры о наследственности сосредоточены в этой части предмета. Никто не оспаривает, что адаптация организмов к окружающей среде является одной из величайших проблем природы, но это не основная проблема происхождения. Более того, до тех пор, пока нормальный и ненарушенный ход снижения в однородных условиях не будет установлен с некоторой точностью, бесполезно пытаться исследовать последствия внешнего вмешательства; и, как правило, даже невозможно с большой уверенностью решить, имеют ли такие вмешательства определенные последствия или нет. Те, например, кто с энтузиазмом спорил о том, передаются ли приобретенные признаки или нет, были постоянно вовлечены в обсуждение явлений, которые, как мы теперь знаем, являются обычными признаками происхождения в однородных условиях, и происхождения вариаций, которые, безусловно, вообще не были вызваны непосредственно обстоятельствами. В отсутствие какого-либо факторного анализа или какой-либо концепции того, что означает факторный состав, никто не знал, каких разновидностей можно ожидать от данных родителей. Появление любой рецессивной разновидности было заявлено как следствие какого-либо лечения, которое, возможно, было применено к родителям. Не существовало ни возможного стандарта доказательств, ни средств их контроля, и, таким образом, дискуссия оказалась на редкость бесплодной. Прежде чем мы сможем сказать, насколько ход спуска отклонился от нормы, мы должны знать, каким был бы этот нормальный ход, если бы мы оставили его в покое. Мы все еще далеки от того, чтобы обладать такими знаниями в достаточной мере, но в какой-то степени они уже существуют, и мы неуклонно приближаемся к позиции, исходя из которой мы сможем сформировать достаточно обоснованные оценки истинной значимости доказательств в пользу или против утверждения, что воздействие окружающей среды может вызвать положительные нарушения в физиологическом ходе происхождения.

Таким образом, поле для рассмотрения очень широкое. Хотя воздействие изменившихся условий специально изучалось в надежде решить проблему адаптации путем прямого

наблюдения, это, как теперь все согласны, является лишь частью более общего вопроса. Мы должны задаться вопросом не только о том, вызывают ли измененные условия *адаптивную* реакцию со стороны потомства, но и о том, вызывают ли они вообще какую-либо реакцию со стороны потомства. Не подлежит сомнению, что насильственными средствами, такими как голодание или отравление репродуктивных клеток, могут быть проявлены определенные эффекты, например, задержка роста и уродство, точно так же, как аналогичные эффекты могут возникать после аналогичного лечения в течение эмбриональной или личиночной жизни. Помимо вмешательств этого класса, существуют ли какие-либо, на которые можно разумно ссылаться как на изменение хода наследования?

Здесь не требуется обобщения старых доказательств наследования адаптационных изменений. Это часто собиралось, особенно Вейсманом, который разоблачал его слабые стороны так тщательно, что убедил большинство умов, и показал, что, происходит это явление или нет, никто пока не может доказать, что оно происходит. Вера в эти передачи, после того как она была почти повсеместной, была с удивительным единодушием отвергнута. Это изменение мнения, хотя и делает честь вере научного сообщества в доказательную аргументацию, тем более примечательно, что сила идеи не была выведена из ничтожного количества предполагаемых фактов, которые теперь опровергнуты. Напротив, на самом деле это был инстинктивный вывод из широкого поверхностного знакомства со свойствами животных и растений. Они *могут* приспосабливаться к обстоятельствам. Они *действительно* дают ответы, иногда удивительно соответствующие требованиям, к которым они едва ли были готовы. Что может быть естественнее, чем предположить, что постоянная адаптация была достигнута путем унаследованного суммирования таких реакций? На самом деле никто не был вынужден поверить в наследование адаптационных изменений, потому что было известно, что у сук, подвергшихся купированию, рождались бесхвостые щенки, или потому, что некоторые сорта пшеницы в Норвегии, как утверждалось, акклиматизировались за несколько поколений. Доказательства такого рода были собраны и представлены скорее как декоративное приложение к уже принятому предположению, которое, как считалось, было ясно продемонстрировано фактами природы. Рассматриваемый действительно с такой предварительной и некритической точки зрения, этот случай просто ошеломляющ. Тем, кто желает убедиться, насколько это сильно, следует обратиться к "*Жизни и привычкам*" Сэмюэля Батлера, и даже если при чтении они повторяют себе, что не существует экспериментальных доказательств в поддержку выдвинутых предположений, опасения, что, тем не менее, они могут быть верны, скорее всего, останутся. Делая все возможные выводы из того факта, что чудеса адаптации были сильно преувеличены, и что чудеса приспособленности и соответствия между средствами и целями выросли из простых антропоморфных спекуляций, остается объяснить гораздо больше того, что вообще можно с комфортом принять за результат счастливых случайностей. Эти трудности настолько тягостны, что мы едва ли можем винить тех, кто воображает, что изучение наследственности в первую очередь направлено на проблему передачи приобретенных признаков - предубеждение, все еще почти универсальное среди мирян.

Но поскольку вера в передачу приобретенных адаптаций возникла на основе предвзятого мнения, а не доказательств, стоит отметить, что при правильном рассмотрении вероятность, несомненно, должна быть иной. Ибо приспособления относятся ко всем видам неотложных нужд. Обеспечивать себя пищей, находить ее, хватать и переваривать, защищать себя от хищных врагов, нападая или защищаясь, уравнивать изменения температуры или

давления, обеспечивать механические нагрузки, приобретать иммунитет к ядам и вторгающимся организмам, вступать в контакт с половыми элементами, обеспечивать распространение вида; все это и многое другое достигается организмами тысячами самых разнообразных и альтернативных методов. Это то, что трудно представить как результат какого-либо сочетания природных событий; но предположения о том, что организмы с самого начала обладали врожденной способностью изменять себя, свои органы и инстинкты таким образом, чтобы соответствовать этим разнообразным требованиям, существенно не отличаются от более открытых призывов к сверхъестественному вмешательству.

Концепция, первоначально представленная Герингом и независимо С. Батлером, о том, что адаптация является следствием или продуктом накопленной *памяти*, в последнее время была возрождена Семоном и получила некоторое одобрение, особенно Ф. Дарвином. Я не вижу ничего фантастического в идее, что память может бессознательно сохраняться с той же непрерывностью, которой обладает протоплазменная основа жизни. Эта идея, хотя и чисто умозрительная и пока еще не поддающаяся доказательству или опровержению, не содержит ничего, что наш опыт познания материи или жизни вообще опровергал бы. Напротив, мы, вероятно, поступим правильно, сохранив это предложение в качестве подсказки, которая когда-нибудь может пригодиться. Но если адаптация должна быть продуктом этого накопленного опыта, *он должен каким-то образом быть переведен в термины физиологических и структурных изменений*, процесс, откровенно говоря, немыслимый.

Более того, пытаться представить наследственность как продукт памяти - значит заменять более неясное на менее понятное. И то, и другое сейчас непостижимо; но хотя мы не можем безосновательно стремиться разложить наследственность на более простые компоненты с помощью обычных методов исследования, случай с памятью совершенно иной. Память - это тайна, столь же глубокая, как и любая другая, которую может разгадать даже психология. Философы, возможно, могли бы побудить себя заняться проблемой природы памяти, размышляя о том, что, в конце концов, этот процесс может в некоторых своих аспектах быть сравним с процессом наследования, но изучающий генетику, пока он может поддерживать тесный контакт с полезной основой материальных фактов, вряд ли поддастся искушению искать вдохновения в психических аналогиях.

Для краткого изложения недавних свидетельств я могу отослать читателя к статье Семона^[1] где он найдет подборку этих наблюдений, описанных с точки зрения убежденного верующего. С самого начала невольно бросается в глаза тот факт, что из предполагаемых примеров очень немногие, даже если они достоверны, демонстрируют передачу приобретенных модификаций, которые в каком-либо смысле можно рассматривать как адаптивные, и многие являются примерами не столько передачи признаков, выработанных у родителей, сколько вариаций, индуцированных у потомства в результате обращения, которому подверглись родители, при этом сами родители остаются внешне неизменными. Никто не ставит под сомнение огромную важность доказательств этого последнего класса, поскольку они касаются проблемы причин вариации, но не очевидно, почему они приводятся в поддержку тезиса о том, что приобретенные признаки передаются по наследству.

Труднее всего сформировать четкое суждение о ценности доказательств в целом. Сомневаться в достоверности показаний, выдвинутых уважаемыми авторами, - значит навлекать на себя обвинение в упрямстве или капризе; тем не менее в вопросах такого рода, когда

предполагаемые явления, если они подлинны, имеют такое исключительное значение, вера должна распространяться на доказательства только после того, как будут исключены все возможные источники сомнений. Мы верим в такие вещи, когда должны, но не раньше. По крайней мере, мы вправе требовать, чтобы подтверждающие доказательства были получены от независимых свидетелей. Насколько я видел, это требование удовлетворяется едва ли в каком-либо из примеров, которые были недавно опубликованы, и до тех пор, пока это не будет сделано, судебное решение может быть разумно приостановлено.

Однако в некоторых случаях факты не вызывают сомнений. Стендфусс, подвергая куколок *Vanessa urticae* воздействию холода, вызвал хорошо известные температурные отклонения, при которых темный пигмент значительно увеличивается. Он поместил в клетку для размножения 32 самца и 10 самок, демонстрирующих эту модификацию в различной степени. Две из этих самок умерли, не оставив детенышей. Семь произвели исключительно нормальное потомство. От восьмой самки было выведено 43 бабочки, и из них было четыре (все самцы), которые в большей или меньшей степени демонстрировали аберрационную форму.[2] Мать этого семейства была самой ненормальной из 10 первоначально включенных самок.

Эксперимент Фишера с *Arctia caja* был похожим. Из замороженных куколок почти все появившиеся мотыльки имели аберрационные отметины. Пара из них спарилась и произвела на свет 173 детеныша, которые окуклились. Все те, что появились на свет рано, были нормальными, но из тех, что появились поздно, 17 имели в различной степени аномальные отметины, подобные отметинам родителей.[3] Ни в одном из этих примеров нет никаких сомнений относительно фактов. Оба наблюдателя обладают большим опытом и подробно рассказывают о своей работе.

Что касается *Vanessa urticae*, однако, следует напомнить, что сам Фишер показал, что у нимфалид несколько схожие отклонения могут быть вызваны как нагреванием, так и холодом, и даже центрифугированием куколок. Frl. von Linden вызвал переходную форму той же аберрации у *V. urticae* под действием углекислого газа.[4] Весьма вероятно, что это появление вызвано болезненными изменениями, возможно, остановкой развития, которая может быть вызвана большим разнообразием причин. В экспериментах причиной, вероятно, было патологическое состояние тканей самой матери. Она была подвергнута замораживанию, достаточно сильному, чтобы предотвратить надлежащее развитие пигментов, и некоторые клетки яичников, по-видимому, также пострадали. Следует отметить, что единственными экземплярами, которые были затронуты, были потомки наиболее аномальных самок, и из них только у четырех из сорока трех наблюдались какие-либо изменения.

Та же интерпретация, вероятно, применима и к случаям в *Arctia caja*. Хорошо известно, что у этого вида отметины подвержены большим вариациям. Как говорит Барретт, даже в природе особи редко бывают совершенно одинаковыми, и в коллекциях встречается огромное количество странных форм.[5] Они пользуются большим спросом у некоторых коллекционеров, особенно в Англии, где за них дают высокие цены на аукционах, и общеизвестно, что большинство из них родом из Ланкашира и Вест-Райдинга Йоркшира. Обычно предполагается, что заводчики этого района подвергают их ненормальным условиям, и особенно неестественному кормлению, но я не знаю четких доказательств того, что это правда. Какой бы ни была причина, несомненно, что естественный паттерн, во всяком случае, у некоторых штаммов, очень легко нарушается.

За сложными экспериментами Шредера с *Abraxas grossulariata* трудно следить, и они осложняются тем фактом, что серия, которая подвергалась воздействию аномальных температур, была получена из аномальной исходной пары. Из приведенных доказательств мне не ясно, оказала ли температура заметное влияние. Это насекомое, как *Arctia caja*, производит огромное количество вариаций (особенно в количестве черного пигмента), и поскольку большинство из них, я полагаю, выращиваются в домашних условиях для продажи, весьма вероятно, что этот вид легко поддается влиянию культурных условий.

Шредер описывает два других эксперимента, которые были приняты Семоном и другими сторонниками точки зрения, согласно которой приобретенные признаки передаются. В первом случае использовалась *Phratora vitellinae*, жук-фитофаг, обитающий на нижней стороне листьев. В природе он питается *Salix fragilis*, видом без войлока, или выемки, на нижней стороне листьев. Личинки были перенесены на другую иву (рядом с *S. viminalis*), у которой нижняя сторона листьев войлочная. Личинки с готовностью принялись за новую пищу, толкая перед собой томентум, пока обгладывали листья. Они достигли зрелости, и когда собирались отложить яйца, им был предоставлен свободный выбор между *S. fragilis* и томентозными видами. Больше всего яйцекладок, 219, было у *fragilis*, а на томентозном кустарнике их было 127, который, как нам сказали, в шесть раз крупнее, чем *yfragilis*. Затем личинки из *fragilis* были помещены на томентозный вид и выращены на нем. Когда они стали imagoes, им также был предоставлен выбор, в результате чего у tomentose было 104 яйцекладки и только 83 у *fragilis*. В следующих поколениях произошло 48 яйцекладок у томентозных и 11 у *хрупких*. Наконец, четвертое поколение сделало 15 откладок яиц на томентозе и ни одной на *fragilis*.

Трудность таких экспериментов, очевидно, заключается в том, что у человека нет уверенности в том, что изменение инстинкта, насколько оно имеет место, не может быть простым следствием неволи. Кроме того, должно быть, чрезвычайно трудно организовать эксперимент таким образом, чтобы действительно был равный выбор между двумя кустами, когда один стоит рядом с другим. Пшибрам, цитируя этот случай, считает, что, поскольку куст томентозы был примерно в шесть раз больше, чем *fragilis*, некоторое представление об относительной привлекательности этих двух видов можно получить, разделив яйцекладки на более крупном кусте на шесть, но я полагаю, что вопрос должен быть намного сложнее.

Второй пример Шредера, на мой взгляд, не более убедителен, хотя Семон рассматривает его как одно из наиболее важных доказательств. Это касается листовертки, *Gracilaria stigmatella*, личинка которой, как говорят, обычно устраивает себе жилище, наклоняясь над *кончиками* желтоватых листьев, которыми она питается. Шредер помещал личинок на листья, у которых были срезаны кончики, и эти личинки строили себе домики, перекатываясь по *бокам* листьев. Их потомство снова кормили листьями без кончиков, и, как и раньше, они сворачивались по краям листа либо с одной стороны, либо с обеих. Потомство этого второго поколения затем кормили целыми листьями. У этих (?19) личинок было 19 домиков, и из них 15 были нормальными, сделанными путем сворачивания кончиков листьев, в то время как 4 были ненормальными, сделанными путем сворачивания краев листьев. Шредер говорит, что в природе он лишь дважды видел ненормальным дома; но очевидно, что крайне важно не только, что частота такая изменчивость в природе должны быть тщательно обследованы, но также, что мы должны знать, будет ли когда вид разводят в неволе эти нарушения поведения, делать или не происходит, когда личинки питаются здоровые листья.

Знаменитый случай с пшеницей Шюбелера возрожден Семоном. История будет знакома большинству читателей литературы по данной теме. Вкратце, однолетним растениям, особенно пшенице и кукурузе, выращенным из семян в Центральной Европе, требуется больше времени для созревания, чем аналогичным растениям, выращенным в Норвегии, где летние дни намного длиннее. Согласно полученным сведениям, он импортировал семена, особенно кукурузы и пшеницы, из Центральной Европы в Норвегию и обнаружил, что в последующие годы период роста и созревания все больше сокращался. Через два поколения семена ускоренной пшеницы были отправлены обратно в Бреслау, где они были выращены, и было обнаружено, что они созревают несколько медленнее, чем в Норвегии, но гораздо быстрее, чем у исходного сорта. Факты, зафиксированные Шюбелером[6] заключаются в том, что он получил семена из Эльдены, которая находится на Балтийском море недалеко от Грайфсвальда. Сорт описан как "*100 tägiger Sommer Weizen*", но более точных сведений о его поведении в Германии не приводится. Сбор урожая этой пшеницы, выращенной в Христиании в 1857 году, занял 103 дня. Его семена были снова выращены в Христиании в 1858 году и заняли 93 дня, а на повторный посев в 1859 году ушло всего 75 дней, что на 28 дней меньше, чем в первый год выращивания в Норвегии. Семена урожая 1858 года были отправлены в Бреслау и выращены там Роделиусом в 1859 году; на это ушло 80 дней. Очевидно, что прежде чем такая запись может быть использована в качестве доказательства наследования приобретенных признаков, должен быть получен ряд сведений. Точка зрения, которой придерживается Йоханнсен, состоит в том, что результат, вероятно, был обусловлен бессознательным отбором более ранних особей среди популяции, состоящей из множества типов различного состава. Несомненно, этой причине можно приписать некоторый эффект, но я не думаю, что только этим можно объяснить результаты. У меня скорее сложилось впечатление, что они были вызваны различиями в выращивании и особенно в сезонах года. Для устранения различных источников ошибок потребовалось бы тщательное исследование, но ничего подобного сделано не было; и Семон не ссылается на эти трудности, приводя доказательства Шюбелера. Разница во времени сбора урожая даже на три недели легко может быть обусловлена различиями в сезоне. В любом случае было бы трудно проанализировать метеорологические условия и решить, насколько большое влияние на отсрочку или ускорение сбора урожая могут оказать холодные дни, пасмурные дни, влажная погода, колебания средней температуры, жаркие дни и другие подобные инциденты, происходящие в разные периоды роста, даже если за ними специально наблюдали во время проведения экспериментов, а на таком расстоянии во времени такой анализ практически невозможен. Без тщательных одновременных контрольных экспериментов эти доказательства почти ничего не стоят. Директор Метеорологического управления[7], однако, любезно прислал мне некоторые подробности о погоде в Бреслау с 1857 по 1860 год, и я замечаю, что на самом деле июль 1859 года был исключительно жарким месяцем, *средняя температура была на 2,67 °C выше среднего значения* за двадцать лет 1848-1867. Июнь в том году был немного (на 0,31 °C) ниже среднего значения, а май - немного выше (на 0,18 °C). Август также был аномально жарким, на 2,35 °C выше среднего. Пшеница "Бреслау" была посеяна 19 мая, а сбор урожая состоялся 6 августа. С 11 по 14 мая было похолодание, которого эта пшеница избежала, поскольку была посеяна 19 мая. В другие годы похолодание наступало намного позже. Возможно, эти погодные условия каким-то образом ускорили созревание плодов в 1859 году. К сожалению, нам не сообщают, сколько времени потребовалось аналогичной пшенице из семян Бреслау, чтобы созреть в том году.

Что касается выращивания в Норвегии, то у нас есть среднемесячные температуры, зарегистрированные Шюбелером, хотя он и не обсуждает их в связи с этой специальной проблемой. Совершенно ясно, что 1857 год, когда период созревания составлял 103 дня, был исключительно холодным летом, особенно что касается июня и июля, но хотя, насколько позволяют температурные записи, между 1858 и 1859 годами не было большой разницы, 1859 год, когда период созревания был самым коротким, был несколько более холодным в Норвегии, чем 1858 год. Но у нас есть еще одна трудность, заключающаяся в том, что разница в посеве составляла десять дней, поскольку в 1858 году посев производился 14 мая, а в 1859 году - 24 мая. Учитывая все эти неконтролируемые и даже необдуманные возможности, я удивлен, что Семон называет эти эксперименты одним из главных подтверждений своих взглядов.

Другие утверждения Шюбелера о влиянии климата на растения, выращиваемые в разных местах и особенно на разных высотах в Норвегии, подверглись деструктивной критике со стороны Wille[8], на статью которого следует ссылаться читателям, интересующимся данной темой.

До появления критических замечаний Вилля Веттштейн[9] положительно отозвался о работе Шюбелера, согласившись с его выводом. Он утверждает также, что сам проводил аналогичные эксперименты со льном, обнаружив, что продолжительность периода развития и ряд морфологических признаков указывают на адаптацию к местным условиям и что при переносе семян в другие условия сохраняются прежние эффекты. Однако никаких подробностей не приводится, и я не знаю, появилось ли с тех пор что-нибудь еще на эту тему. Другие примеры, приведенные Веттштейном, такие как наблюдения Сеслара над лесными деревьями и наблюдения Яковатца над горечавками, кажутся мне открытыми для всех обычных возражений, применимых к свидетельствам такого рода. Такой работе, чтобы иметь какую-либо ценность для цели, для которой она применяется, должно предшествовать изучение нормальной наследственности и вариаций вида.

Большинство авторов последнего времени (Семон, Пшибрам и др.) о наследовании приобретенных характеров принимают историю о морских свинках Браун-Секара, которые, как говорят, унаследовали склонность к своеобразным эпилептиформным приступам, вызванным у их родителей различными нервными поражениями.

Этот вопрос часто обсуждался, и несколько наблюдателей повторили эксперименты с разными результатами, некоторые из которых не смогли подтвердить Брауна-Секара, другие нашли доказательства, которые в той или иной степени подтверждали его выводы. Недавно г-ном Т. Грэмом Брауном была опубликована новая и особенно ценная статья[10], которая значительно способствует решению этого нерешенного вопроса. Он утверждает, что "феномен Брауна-Секара - это не что иное, как специфический случай рефлекса царапания", и это связано с повышенной возбудимостью механизма этого рефлекса. Эта повышенная возбудимость является признаком, приобретаемым, например, вследствие удаления части одного большого седалищного нерва. Природа этой повышенной возбудимости и ее причинно-следственная связь обсуждаются и разъясняются, но эта часть работы не является существенной для настоящего рассмотрения. Г-н Грэм Браун в своем кратком изложении выводов отмечает, что очень трудно понять, как это состояние повышенной возбудимости может передаваться потомству, и это замечание, которое может быть сделано в отношении любого из предполагаемых случаев, безусловно, с особой убедительностью применимо к настоящему примеру.

Затем он обращает особое внимание на три наблюдения:

1. Неоднократно было замечено, что морские свинки, у которых были "трофические" изменения в стопе в результате разделения большого седалищного нерва, грызли лапы других морских свинок, у которых были эти изменения в стопе по тем же причинам.
2. За случайным повреждением пальцев ног может последовать феномен Браун-Секара у нормального в остальном животного.
3. В нескольких случаях у детенышей морских свинок, у которых наблюдался этот феномен, было замечено, что мать откусила один или несколько пальцев на ноге.

Браун-Секар заметил, что почти все его животные, у которых был разделен большой седалищный нерв, заболели "эпилепсией" и грызли те части своих лап, в которых была утрачена чувствительность. Он обнаружил, что у очень небольшой части потомства таких животных наблюдался порок развития ступней, и у некоторых из них наблюдалась "эпилепсия". Доля, у которой была выявлена "эпилепсия", составляла от одного до двух процентов. среди потомства.

Морган^[11] цитируется Грэмом Брауном как предположивший, что потеря пальцев ног у потомства могла быть вызвана нанесением увечий матерью, после его опыта в случае, когда таким образом были съедены хвосты мышей в последующих пометах, и не может быть никаких сомнений в том, что в этом предположении лежит ключ к объяснению всей тайны. Грэм Браун приходит к выводу, что со всей степенью вероятности можно предположить, что "передача инфекции" произошла из-за травм, нанесенных молодым людям их родителями. С этим выводом большинство людей теперь склонно согласиться, и мы можем надеяться, что услышим наконец об этом любопытном мифе, разъяснению которого было посвящено огромное количество исследований.

Серия экспериментов, проведенных Каммерером с различными амфибиями, привлекла большое внимание и была одобрена Семоном и другими сторонниками передачи приобретенных признаков как доказательство истинности их взглядов. Что касается этих наблюдений, то главное замечание, которое следует сделать, заключается в том, что они пока не подтверждены. Вряд ли нужно говорить, что многие из описанных результатов покажутся большинству читателей совершенно невероятными; но, исходя из уст человека с большим опытом доктора Каммерера, и принятые такими, какие они есть, доктором Пшибрамом, под эгидой которого эта работа проводилась в Биологическом институте в Вене, опубликованные отчеты заслуживают самого уважительного внимания.

Свидетельства относятся в основном к трем различным группам происшествий:

1. Модификация у *Alytes obstetricans*, Жабы-повитухи, влияющая как на структуру, так и на способ размножения, вызванная принудительной сменой привычек.
2. Модификация способа размножения *Salamandra atra* и *maculosa*, вызванная принудительной сменой привычек.
3. Изменение окраски *Salamandra maculosa*, вызванное изменением цвета почвы, на которой содержались животные.

1. Сначала я рассмотрю случай с *Alytes*, [12] потому что это наиболее определенный пример и потому что это тот случай, который легче всего допускает повторение и проверку.

Привычки *алитских акушеров* хорошо известны. Животные совокупаются на суше. Когда нити яиц покидают самку, они запутываются в задних лапах самца и, будучи клейкими, прилипают к нему и развиваются, прикрепленные к его спине и ногам. Количество яиц варьируется от 18 до 86, что намного меньше, чем обычно у жаб и лягушек, которые откладывают яйца в воду. Яйца крупные, с большим содержанием желтка.

Существует два сезона размножения, один примерно в апреле, а другой примерно в сентябре, и зимняя спячка. Не только животные, привезенные извне, но и их потомство, выращенное в домашних условиях, сохраняют эти нормальные привычки в условиях изоляции, если температура не превышает 17 ° C. (стр. 499 и 534).

Однако, если температуру искусственно повысить и поддерживать на уровне 25-30 ° C, самцы не прикрепляют икринки к себе, когда нерест происходит на суше, а оставляют их лежать. Говорят, что адгезии яиц препятствует сравнительно быстрое высыхание их поверхности.

Чаще всего при высоких температурах животные *забираются в воду* и спариваются там. Яйца выбрасываются в воду, и поскольку их студенистая оболочка немедленно набухает, они не прилипают к самцам.

Потомство, полученное таким образом от родителей, подвергавшихся воздействию тепла только в течение одного периода размножения, независимо от того, были ли они отложены в воде или на суше, не обнаруживало отклонений от нормального типа.

Далее Каммерер утверждает, однако, что в последующие периоды размножения те же самые родители часто прибегают к воде для размножения, хотя они вполне привыкли к отапливаемому помещению; и более того, если таких животных, утративших инстинкт вынашивать детенышей, перевести в обычную температуру, они не сразу вернутся к своим обычным привычкам, но на несколько сезонов размножения — по крайней мере, на четыре — будут привыкать к воде. Эти родители откладывают от 90 до 115 яиц, которые маленькие и содержат мало желтка, и личинки, вылупляясь, дышат своими эмбриональными жабрами до тех пор, пока их не поглотят, а не разорвут, как обычно.

Говорят, что потомство, таким образом, ненормально развившееся, когда оно достигает зрелости, никогда не вынашивает яиц. Если они произошли от более ранних нерестилищ своих родителей, то есть до того, как родители достаточно долго находились в изменившихся условиях, чтобы передать свои эффекты, они откладываются на суше; но если они произошли от более поздних нерестилищ, они откладываются в воде. Эти изменения привычки проявляются без постоянного применения ненормальных условий эксперимента и, насколько я понимаю, в нормальных температурных условиях.

Если продолжать эксперимент в ненормальных условиях, жабы всегда откладывают в воде, и их яйца становятся все меньше и многочисленнее. Личинки в четвертом поколении приобретают три пары жабр вместо одной пары и в других отношениях также отличаются от нормальной формы.

Говоря о *алитах*, выведенных таким способом, Каммерер делает поразительное заявление, что у самцов в третьем поколении (стр. 535) на больших пальцах появляются шероховатые припухлости, а в четвертом поколении (стр. 516 и 535) в этих припухлостях появляется черный пигмент. Вместе с появлением этого вторичного полового признака наблюдается гипертрофия мышц передней руки. На мой взгляд, это критическое наблюдение. Если это можно будет доказать, это значительно продвинет дело Каммерера в сторону доказательства его правоты. *Алитыжаб* и лягушек отличаются тем, что у самцов не развиваются эти шишки в период размножения, и этот факт, без сомнения, можно считать связанным с привычками размножения, поскольку совокупление происходит на суше, а не в воде, как это обычно бывает у батрахий. Следует особо отметить, что эти бугорки на больших пальцах или руках самцов жаб и лягушек представляют собой не просто пигментированные вздутия, а подушечки с многочисленными мелкими роговыми черными шипиками, которые используются для удержания самок в воде. Цифры, которые приводит Каммерер (Taf. XVI, фиг. 26 и 26a) совершенно неадекватны, и поскольку они просто указывают на темное пятно на больших пальцах, невозможно составить какое-либо мнение относительно природы структуры, которую они представляют.

Систематики, которые провели специальное исследование *Batrachia*, по-видимому, согласны с тем, что *Alytes* в природе не имеют таких структур; и когда особи, обладающие ими, могут быть представлены для осмотра, я думаю, настанет время более серьезно изучить доказательства наследования приобретенных признаков. Я написал доктору Каммереру в июле 1910 года, попросив его одолжить такой образец^[13] и при посещении Биологического университета в сентябре того же года я сделал тот же запрос, но до сих пор ни один из них не был представлен. В вопросах такого рода многое обычно зависит от интерпретаций, сделанных во время наблюдения; здесь, однако, приведен пример, который легко может быть подтвержден сохранившимся материалом. Я с некоторым удивлением замечая, что в более поздней публикации на ту же тему нет никаких ссылок на разработку этих структур (см. Ниже).

Приведенные здесь утверждения представляют собой лишь небольшую часть работ Каммерера по этому вопросу. Он дает гораздо больше информации о ходе экспериментов, особенно в отношении судьбы яиц, отложенных на суше, и отклонений, вызванных у них обработкой. Однако за результатами экспериментов очень трудно уследить, и поскольку я не уверен, что всегда их понимал, я должен отослать читателя к оригиналу.

Совсем недавно Каммерер опубликовал^[14] весьма любопытный отчет об экспериментах по скрещиванию его модифицированных и аномальных *алитов*, полученных из водяных яиц, с нормальными особями.

В первом случае было произведено скрещивание *нормальной самки* и *ненормального самца*. Потомство было нормальным в своих привычках. В следующем поколении, выведенном от них, почти ровно четверть проявила ненормальный инстинкт.

Взаимное скрещивание было произведено между *ненормальной самкой* и *нормальным самцом*. В этом случае поведение потомства было ненормальным; но второе поколение, выведенное от них, показало три четверти ненормального и одну четверть нормального.

Некоторые подробности относительно численности и пола различных семей, выведенных в ходе этого удивительного эксперимента, приведены в последующей публикации.^[15] В этой

более поздней статье несколько полно рассматривается вопрос о различиях в поведении между нормальными и модифицированными особями, описываются способы, с помощью которых самцов и самок, обладающих приобретенным признаком, можно отличить от нормальных самцов и самок, но в этом отчете я не нахожу упоминания о развитии "*Brunftschwien*" - роговых подушечек на руках самцов. Поскольку эти структуры представляли бы особую ценность при таком диагнозе, отсутствие каких-либо упоминаний о них требует объяснения. Каммерер утверждает, что эти данные являются доказательством менделевского разделения в отношении приобретенного признака, первого зарегистрированного примера. До повторения экспериментов говорить больше нечего.

2. *Способ размножения Salamandra atra u maculosa*. [16] — Пятнистая саламандра, обычная низинная форма с желтыми полосами или пятнами, откладывает детенышей в воду, обычно в виде головастика с жабрами и широким плавательным хвостом, хотя иногда они рождаются все еще заключенными в яйцеклеточную капсулу, из которой вскоре вылупляются. Нерест длится в течение значительного периода, часто многих недель, и в течение сезона одна самка может выносить более 50 детенышей.

S. atra, черная альпийская форма, выводит потомство на суше. Они рождаются без жабр, готовые дышать воздухом, и с закругленным хвостом взрослой особи. Эти различия, как говорит Каммерер, естественно, можно рассматривать как адаптацию к альпийским условиям. Более того, самка вынашивает *только двух* детенышей за сезон, и это сокращение численности следует рассматривать как следствие или условие живородительства. В яичнике много яйцеклеток, но все, кроме двух, которым суждено развиваться, дегенерируют и образуют желток, которым питаются эти две выжившие яйцеклетки.

Каммерер приводит длинный отчет о различных условиях, которым он подвергал оба вида. Лечение было сложным во многих отношениях, но основные утверждения, касающиеся *S. maculosa*, заключаются в том, что, когда не было воды, в которой могли бы родиться детеныши, их выбрасывали на сушу, они были крупнее, находились на более поздней стадии развития и имели более темный цвет, чем обычно; количество рожденных таким образом личинок постепенно уменьшалось, пока в каждый период размножения не откладывались только две; это вскрытие показало, что остальные яйцеклетки дегенерировали с образованием желточного материала. Полученные таким образом личинки достигли зрелости. Краткое изложение результатов описывает их поведение, указывая, что они произвели:

(a) В воде либо (1) *очень* развитые большеголовые личинки длиной 45 мм (вместо 25-30 мм) с уже редуцированными жабрами, которые двигались неуклюже, как у эмбриона, и за несколько дней превратились в маленьких совершенных саламандр; либо (2) умеренно развитые личинки правильной пропорции, длиной 40-41 мм, снабженные большими жабрами (сначала) внутриутробного характера, которые были редуцированы во время водной жизни.

(b) На суше *маленькие* (длиной 26 мм) личинки с рудиментарными жабрами, с округлым телом, а не сплюснутым сверху вниз, и удлиненной узкой головой, которые не могли жить в глубокой воде. Эти личинки приобрели окраску саламандры через 10-12 дней, а через четыре недели превратились в саламандру длиной 29 мм.

(c) В предыдущих случаях условия эксперимента не были продолжены, или, другими словами, были предоставлены водоемы, в которых они могли нереститься. Но если условия эксперимента

будут продолжены, этипятнистые саламандры, которые родились похожими на тритонов (то есть не в личиночном состоянии), сами являются тритонами с первого раза, когда они рожают, используя сухую землю и производя на свет только двух детенышей, что является нормальным числом для рождения *S. atra*. Эти детеныши имеют длину 40-41 мм и темную окраску, очень напоминая нормальных новорожденных *S. atra*.

Это краткое изложение наблюдений, иллюстрирующих наследование приобретенных признаков, очень широко цитировалось, и вполне естественно, что его можно использовать для обобщения обширного опыта модифицированных животных. Ссылка на детали, приведенные в том же документе, показывает, что, как утверждается, каждый из четырех перечисленных типов поведения был засвидетельствован *один раз* только в случае каждой из четырех самок, причем ни одна из двух самок не согласуется друг с другом. О количестве самцов или их привычках ничего не говорится. Первая самка, *a* (1), родила пятерых детенышей; вторая, *a* (2), родила двоих, из которых один был частичным альбиносом; третья, *b*, произвела на свет четырех детенышей; а четвертая, *c*, двоих, как уже говорилось.

В случае *c* с детали показывают, что самка родила сразу после переноса из террариума под открытым небом в террариум в помещении, где не было резервуара с водой. Это пример последствий, которые следуют при сохранении условий эксперимента.^[17]

Что касается *S. atra*, сообщается обратное. Были использованы различные средства, чтобы побудить их преждевременно выбросить своих детенышей в воду, такие как массажирование боков матерей или повышение температуры до 25 ° или 30 ° C. С разной степенью успеха. Но впоследствии было обнаружено, что особи, собранные в дикой природе на высоте около 1000 метров, реагировали на гораздо более простое обращение и преждевременно рожали в воде, когда их содержали в большом неглубоком бассейне с водой, не очень глубокой, но чтобы они могли везде касаться дна ногами и держать голову над поверхностью. С образцами, собранными на больших высотах, эта обработка оказалась неэффективной, и было высказано предположение, что *S. atra* на нижних границах своего обитания в большей степени соответствует природе *maculosa*, чем особи с больших высот; поскольку Каммерер утверждает, что водоемы, подходящие для размножения, должны быть более редкими на этих высотах, чем ниже.

В более ранней статье^[18] Каммерер утверждает, что недавно пойманные самки *S. atra* часто рожают в воде и демонстрируют несомненное предпочтение этому. Он также описывает, как однажды видел, как несколько диких самок в своей естественной среде обитания откладывали детенышей в дождевую лужу на высоте 1800 метров, но появившиеся таким образом личинки были полностью сформированы.

Когда откладывание молоди в виде личинок стало "привычным"^[19] у *S. atra* за один период нереста может появиться от трех до девяти личинок длиной от 35 до 45 мм, с жабрами не более 8 мм длиной и хвостовым плавником шириной 2-3 мм. Такие личинки обычно кофейно-коричневые или серые (вместо черных) и имеют другие незначительные отличия.

В кратком описании говорится, что, достигнув зрелости, они, в свою очередь, становятся личинками и уходят в воду, чтобы произвести потомство. Их детенышей больше двух (наблюдаемое число от 3 до 5), их длина составляет 33-40 мм. или 21-23 мм. при рождении. Они светло-серые, пятнистые (с более светлыми и темными крапинками), имеют относительно

короткие жаберы (максимум 8-9 мм) и широкий хвостовой плавник (шириной 3 мм). При метаморфозе они относительно длинные (44 мм), и у одного из них было немного желтого пигмента.

И здесь это краткое изложение, по сути, описывает поведение двух матерей, из которых одна произвела на свет троих, а другая - пятерых детенышей.

На мой взгляд, эти эксперименты предполагают, что репродуктивные привычки обоих видов при тщательном наблюдении обнаружат значительные вариации, и я думаю, не исключено, что каждый вид, особенно в условиях изоляции, способен в значительной степени отклоняться от своего нормального поведения. Более того, мне не кажется слишком невероятной идея о том, что существует взаимозависимость между количеством детенышей и стадией зрелости, на которой они рождаются. Но в то же время случай, рассказанный Каммерером, кажется мне слишком убедительным. Если каждый вид настолько чувствителен к условиям, что нормальная процедура серьезно изменяется в течение одного поколения, и если эта модификация может вновь проявиться в выраженной форме в следующем поколении без возобновления нарушающих условий, становится чрезвычайно трудно понять, как может поддерживаться регулярность, которую, как считается, каждый вид демонстрирует в природе. Конечно, можно было бы ожидать, что оба вида будут находиться в замешательстве. Из отрывка из более ранней статьи Каммерера (1904, стр. 55) по этому вопросу я делаю вывод, что он также ожидал бы значительных нарушений в естественном поведении, но он не исследовал этот вопрос.^[20]

3. *Изменение окраски Salamandra maculosa, вызванное изменением цвета почвы, на которой содержались Животные.*— Каммерер говорит об этом как о наиболее убедительном из всех своих экспериментов по передаче приобретенных признаков. Однако до сих пор полный отчет о них опубликован не был.^[21] Утверждается, что при содержании саламандр в желтой среде количество желтых отметин постепенно с течением лет увеличивается относительно основного черного цвета. И наоборот, при содержании животных на черной садовой почве количество желтого может значительно уменьшиться, пока он в значительной степени не исчезнет. (Отчет в *Natur* добавляет, что очень влажные условия также способствуют усилению желтого цвета, и что при менее влажных условиях желтый цвет уменьшается.) От каждого вида, более (индуцированного) желтого и более (индуцированного) черного, было выращено второе поколение на почве нейтрального цвета, и позже каждое семейство было разделено на две части, половина из которых была посажена на черную, а половина - на желтую почву.

Что касается потомства тех, кто жил на *черной* почве, то на момент публикации никаких положительных результатов получено не было, но утверждается, что эти детеныши походили на своих родителей тем, что у них желтый цвет распределялся *неправильными пятнами*.

Что касается потомства тех, кто жил на желтой почве, то отчет следует за историей той части потомства, которая была снова посажена на желтую почву. Утверждается, что они, хотя и произошли от родителей с неправильными пятнами, *приобрели желтый цвет в виде продольных полос*.

Этот отчет приводится с небольшими различиями в выражениях в трех местах, на которые я ссылался. По возвращении из Вены в 1910 году я проконсультировался по этому вопросу с мистером Г. А. Буланжером, и он очень любезно показал мне прекрасные серии из многих мест в Британском музее и указал, что в природе цветовые разновидности могут быть сгруппированы

в два различных типа: в одном желтый цвет тела неравномерно распределен пятнами, а в другом этот желтый цвет по большей части состоит из двух продольных полос, которые могут быть непрерывными или прерывистыми. *Пятнистая форма, как он мне показал, восточная разновидность, а полосатая форма принадлежит западной Европе.* Г-н Э. Г. Буленджер[22] с тех пор опубликовал подробный отчет о распространении этих двух форм. Пятнистую он считает типичной формой, var. *typica*, а для полосатой он использует название var. *taeniata*. Типичная форма обитает в Восточной Европе в целом, включая Австрию и Италию, простираясь на запад до некоторых частей восточной Франции. Разновидность *taeniata* встречается по всей Франции, за исключением частей восточной границы, Бельгии и западной Германии, Испании и Португалии. Из очень большой исследованной серии был только один образец (Лозанна), который нельзя было с уверенностью отнести к той или иной из двух разновидностей. Г-н Э. Г. Буленджер указывает, что обе разновидности населяют очень большие территории и обитают на почвах самого разного цвета и состава. И те, и другие подвержены колебаниям в количестве и оттенке желтого, но любое предположение о том, что *taeniata* относится преимущественно к желтым почвам, а *typica* - к черноземам, совершенно неприемлемо. Он выражает удивление по поводу того, что Каммерер не упоминает об этих особенностях географического распространения двух форм. Далее он предполагает, что более вероятно, что в наблюдениях Каммерера произошла какая-то ошибка, чем то, что восточноевропейский *typica* должен был в течение поколения трансформироваться в западноевропейский *taeniata* под влиянием желтой глинистой почвы.

В своей последней статье по этому вопросу Каммерер между прочим заявляет, что[23] что он обнаружил *полосатую форму, рецессивную по отношению к пятнистой*. Никаких доказательств этого утверждения не приведено, и я не нашел никаких других ссылок на скрещивания, произведенные между двумя естественными типами. Если, однако, это представление верно, то вполне возможно, что производств *taeniata* из *typica* на самом деле было повторным появлением рецессивной формы. На пластинке, которую Каммерер дает в качестве иллюстрации своего модифицированного родителя, изображено одно животное на четырех стадиях, и хотя оно, безусловно, больше похоже на пятнистую, чем на полосатую форму, в нем есть определенный намек на полосатое расположение, которое, как я хорошо могу представить, образуется у гетерозиготы.[24]

В продолжение[25] экспериментов по изучению окраски *S. maculosa* Каммерер публикует отчет о сложных экспериментах по пересадке друг другу яичников различных форм, модифицированных и немодифицированных, и описывает последующее потомство. Прежде чем приступить к этой части расследования, я склонен подождать, пока предыдущие шаги не будут сделаны намного более безопасными, чем они есть на данный момент.

Совсем недавно Каммерер опубликовал аналогичные заявления относительно наследования признаков, вызванных у различных ящериц содержанием их при аномально высоких и низких температурах. Вызванные изменения повлияли у одних видов на окраску, у других - на репродуктивные привычки. В отношении этих примеров я испытываю тот же скептицизм, который я указал в отношении других, несколько усиленный тем фактом, что представлено недостаточно доказательств как относительно поведения этих различных видов в неволе, когда они не подвергаются воздействию аномальных температур, так и в диком состоянии.

В связи с этой частью доказательств г-н Г. А. Буленджер недавно опубликовал критическую статью[26] из которой я извлекаю следующие отрывки. Ссылаясь на предыдущее примечание[27] по вопросу о меланизме различных островных форм *Lacerta muralis* он пишет: "Я также ссылаюсь (*прим.*) на теории, которые были предложены для объяснения меланизма различных островных форм. Это тема, которой недавно занялся доктор Каммерер в Биологическом университете в Вене, и он утверждает, что получил нигринос искусственным путем путем очень сильного повышения температуры, сопровождающегося крайней сухостью. Доктор Вернер[28] уже противопоставил свои собственные эксперименты экспериментам Каммерера, поскольку им был произведен искусственный меланизм. у *Lacerta oxycephala* путем содержания двух очень легких особей из Рагузы в течение целого лета в очень влажных условиях. Теория Каммерера также не согласуется с распространением черных ящериц, на что указывает Вернер. Каммерер также находит, что те формы, которые, как известно, производят меланические расы в естественном состоянии, более других способствуют успеху его экспериментов. Но он оказывается дезинформированным, когда заявляет, что разновидность под названием *Lacerta fiumana* принадлежит к категории тех, о черных формах которых ничего не известно. Он упускает из виду факт, впервые указанный Шерером в 1904 году и который я могу подтвердить, что черная ящерица из Мелизелло близ Лиссы в Адриатическом море, несомненно, происходит от ящерицы из Лиссы, которую он правильно считает неотделимой от *L. fiumana*...."

"Еще одно изменение цвета, которое, по утверждению доктора Каммерера, он получил путем повышения температуры, - это принятие самкой типичного *Lacerta muralis* ярко-красного цвета нижних частей тела, который часто отличает самца от самки и который не был обнаружен у особей последнего пола, содержащихся им в нормальных условиях. Он цитирует различные авторитетные источники, чтобы показать, что нижние части тела у самок никогда не бывают красными, но он не стал консультироваться с другими, которые утверждают обратное. Так, Бедриага (1878 и 1879) отмечает, что так называемый *var. u. rubriventris* типичной настенной ящерицы нижние части тела красные у обоих полов".[29]

При чтении таких работ, как работы Семона или Каммерера, мне больше всего приходит в голову мысль о том, что множить иллюстрации предполагаемой передачи приобретенных символов бесполезно, пока не будет тщательно исследован какой-то один пример. Если бы у нас была определенная уверенность в том, что хотя бы один безупречный случай может быть повторен по желанию, все дело приобрело бы более серьезный аспект. Если бы, например, Каммерер смог показать нам самцов *алитес* с роговыми подушечками на руках, это было бы чем-то осязаемым; более того, если бы эксперимент повторили другие, пока не осталось бы никаких сомнений в том, что потомство *алитесов*, которые размножались в воде в течение примерно трех поколений, действительно приобрело эти подушечки и что они могли бы передать эти новшества потомкам, выросшим в нормальных условиях. Пока доказательства такого рода не будут опубликованы по крайней мере двумя независимыми наблюдателями, исследующими схожий материал, мне легче поверить в то, что были допущены ошибки в наблюдении или интерпретации, чем в то, что была засвидетельствована какая-либо подлинная передача приобретенных символов.

Между тем нельзя отрицать, что происхождение адаптационных особенностей представляет собой очень серьезную трудность. По прошествии времени, прошедшего с тех пор, как эволюционные концепции стали универсальным предметом изучения, эта трудность, насколько

я вижу, ничуть не уменьшилась. Но я не нахожу в недавно представленных доказательствах ничего, что оправдывало бы отход от агностической позиции, которую большинство из нас чувствовало себя обязанным занять.[30]

Приложение к главе IX.

Профессор Г. Клебс, как хорошо известно исследователям эволюционных явлений, в течение нескольких лет занимался исследованиями, касающимися наследования приобретенных признаков. В его многочисленных публикациях на эту тему этот вопрос всегда представлялся как более или менее неопределенный.

Желая узнать, как обстоит дело сейчас в соответствии с нынешним суждением профессора Клебса, я написал ему письмо с просьбой оказать мне честь кратким заявлением общего характера. Это он любезно прислал в письме от 8 июля 1912 года.

Поскольку такое заявление будет прочитано с величайшим интересом всеми, кто следит за ходом этих исследований, я получил разрешение опубликовать его следующим образом:

8. Juli 1912

nicht beweisend, da es mir bisher nicht gelungen ist eine einigermaße konstante Varietät mit verlaubten Inflorescenze zu erzeugen. In Bezug auf mein *Semper vivum* bin ich allerdings noch heute der Meinung dass die starke künstliche Veränderung der Blüte einen Einfluss auf einzelnen Nachkommen gehabt hat. Ich habe seither nichts darüber veröffentlicht: die Mehrzahl der anormalen gefüllten Blüten war leider steril. Von einem weniger veränderten Exemplar erhielt ich einige Sämlinge, aber sie haben noch nicht geblüht. Es kann sich in diesem Falle nur um eine *Nachwirkung in der ersten Generation* handeln, vergleichbar jenen Fällen in denen Samen von Bäumen aus den hohen Alpen in der Ebene gewisse Nachwirkungen zeigen. Aber es ist bisher kein sicherer Fall bekannt in den der künstliche herbeigeführte Charakter *mehrere Generationen hindurch unter der gewöhnlichen "normalen" Bedingungen* übertragen worden ist.

ГЛАВА X

Последствия изменившихся условий *Продолжение*

Причины генетической изменчивости

В предыдущей главе мы рассмотрели некоторые доказательства, представленные в поддержку убеждения, что адаптация у высокоорганизованных форм является следствием наследования адаптационных изменений, вызванных влиянием внешних условий. Уровень знаний по всему

этому предмету, как я уже сказал, крайне неудовлетворителен, главным образом по той причине, что ни в одном из случаев, которые, как утверждается, показали положительный результат, два наблюдателя не были на одном и том же месте и пока не подтвердили друг друга. При более широком рассмотрении причин вариации в целом мы оказываемся все в той же трудности. Исследование до сих пор оказалось, к сожалению, бесплодным. Несмотря на значительные усилия, предпринятые в последнее время многими наблюдателями, чтобы вызвать генетическую изменчивость у высокоорганизованных растений или животных, и хотя время от времени объявлялись успехи, я не знаю ни одного случая, который был бы установлен и подтвержден таким образом, чтобы мы могли с уверенностью ожидать, что станем свидетелями предполагаемого явления, если повторим эксперимент. Доступно множество иллюстраций, на которых у особей, подвергшихся воздействию новых условий, проявляются значительные изменения в признаках или свойствах, но пока еще нет определенного способа определить, будут ли сформированы зародышевые клетки нового типа.

Наилучшими примерами прямого воздействия условий являются низшие организмы, особенно бактерии, причем изменения вирулентности, которые могут быть вызваны множеством различных способов, являются наиболее поразительными и знакомыми. То, что ослабление вирулентности может быть вызвано высокими температурами или воздействием химических агентов, и что это снижение вирулентности может оставаться постоянным, с нашей точки зрения, неудивительно; но тот факт, что во многих случаях полная вирулентность может быть восстановлена путем соответствующего культивирования, трудно понять. Аналогичные различия наблюдались в силе выработки пигмента и других свойствах.

Эти явления, естественно, поднимают вопрос о том, могут ли быть сопоставимы какие-либо случаи очевидной потери факторов в более высоких формах.

Тема вариаций у низших организмов и их зависимости от условий является в высшей степени специальной, и у меня нет знаний, которые могли бы оправдать мое предложение о каком-либо обсуждении их, но я понимаю, что до сих пор мало что выходило за рамки эмпирического признания этих явлений. Полезное резюме наблюдений, сделанных многими исследователями, было недавно опубликовано Хансом Прингсхаймом,^[1] который перечисляет различные факторы, которые, как было замечено, вызывают модификации, и различные способы проявления этих изменений. Одним из наиболее полных исследований этого предмета с генетической точки зрения является исследование Ф. Вольфа.^[2] При его обширном культивировании *Bacillus prodigiosus*, *Staphylococcus pyogenes* и миксококка ему удалось получить множество штаммов с измененными свойствами. В большинстве из них модификации возникли в результате воздействия высоких или низких температур или добавления различных химических веществ в питательные среды. Некоторые из вариаций, которые по большей части связаны со способностью к образованию пигмента, сохранялись, когда штаммы возвращали в нормальные условия, а другие - нет. Что касается вариаций, наблюдаемых у кокков, читателю следует обратиться к критическому отчету о вариациях в этой группе, опубликованному Уинслоу,^[3] где можно найти много информации по этому вопросу. Авторы попытались определить систематические взаимосвязи нескольких форм, насколько это возможно, путем применения статистических методов. Результат интересен тем, что показывает, что проблема вида в ее основных чертах представлена этими организмами в форме, идентичной той, которую мы так хорошо знаем у высших животных и растений, какие бы свойства ни были выбраны в качестве диагностических признаков. Существует множество типов, совершенно

отличающихся друг от друга, и другие, которые переходят друг в друга. Некоторые из типов сильно меняются в зависимости от условий, в то время как другие нет. Это именно то, с чем мы сталкиваемся всякий раз, когда изучаем проблему видов в расширенном масштабе среди высших форм жизни.

В настоящее время среди бактериологов существует практически полное согласие в том, что наблюдения, впервые сделанные Массини над изменением цвета *бактерии coli mutabile*, выращенной на среде Эндо, связанные с приобретением способности сбраживать лактозу, абсолютно надежны и не допускают возможности ошибки. Эта работа была расширена и подтверждена многими работниками, особенно Р. Мюллером, который обнаружил, что эта бактерия может аналогичным образом приобретать и поддерживать способность ферментировать другие сахара. Подробное изложение всей темы, написанное Мюллером для сведения биологов, можно найти в *Zts. für Abstammungsl.*, VIII, 1912. После обсуждения биологического значения этих фактов он заключает предостережением о том, что бактерии настолько отличаются от всех других живых существ, что обобщения, основанные на их поведении, не должны без разбора применяться к животным и растениям.

При любой работе с этим классом материалов, очевидно, существует опасность ошибки из-за инородного заражения культур, но не может быть сомнений в том, что, хотя некоторые из зарегистрированных "мутаций" могут быть вызваны этой причиной, большинство случаев, наблюдаемых в строгих условиях, являются подлинными.

Другая и не менее серьезная трудность, с которой сталкивается работа с бактериями и грибами, культивируемыми из спор, заключается в том, что появление вариаций на самом деле может быть вызвано отбором особого штамма, ранее жившего в маскировке среди других штаммов. Об этой возможности следует помнить особенно в тех случаях, которые рассматриваются как примеры последствий акклиматизации. Очевидно, что это соображение может быть выдвинуто с наибольшей силой, когда штамм, давший начало новизне, не был выведен из одной отдельной споры. Более того, когда однажды допускается возможность спонтанной вариации, должно быть, трудно быть полностью уверенным в том, что любая наблюдаемая вариация в действительности обусловлена примененными новыми условиями, и, насколько я понимаю доказательства, появление мутационных форм не с какой-либо регулярностью следует за применением измененных условий.

Исследования вариаций этих низших форм, без сомнения, будут продолжены во всестороннем масштабе. До тех пор, пока каждый из зарегистрированных экземпляров является изолированным, невозможно узнать, какой ценностью они обладают. Если бы их можно было скоординировать таким образом, чтобы обеспечить некоторое общее представление о типах вариаций свойств, которым обычно подвержены бактерии или любая значительная их группа, полученные знания могли бы значительно продвинуть вперед выяснение генетических проблем.

Из мутационных изменений, непосредственно и регулярно вызываемых в микроорганизмах в результате лечения, эксперименты с трипаносомами являются одними из самых ярких примеров. Краткое изложение доказательств было недавно опубликовано Dobell, [4], из которой взят настоящий отчет. Наиболее определенный установленный факт такого рода заключается в том, что определенные красители, вводимые в кровь хозяина, разрушают маленький орган, известный как "кинетонуклеус" в трипаносомах. Измененные таким образом трипаносомы

продолжают размножаться и дают начало расам, лишенным кинетоядер. Это наблюдение первоначально было сделано Вербицким и было подтверждено несколькими наблюдателями. Точный способ, которым это изменение осуществляется в трипаносомах, не совсем определенно определен, но есть веские основания предполагать, что красители оказывают прямое и специфическое действие на само кинетонуклеус, и обстоятельства делают маловероятным, что при каком-либо делении образуется дочерний организм без этого органа или что происходит какой-либо отбор ранее существовавшей дефектной разновидности.

Эрлих с большой долей вероятности предположил, что красители, обладающие этим действием, обязаны тому факту, что у них есть особая химическая связь, которую он называет "орто-хиноидной". Во внешних отношениях, таких как подвижность и общий вид, модифицированные организмы остаются неизменными, но их вирулентность снижается. Что касается возможности того, что дефектный штамм повторно приобретет кинетонуклеус, Вербицки утверждает, что в одном случае прохождение через 50 животных и обработка красителями оставили штамм неизменным; но что в другом случае при шестнадцатом прохождении 7%. было обнаружено, что часть трипаносом повторно приобрела орган, и при последующих пассажах процент увеличивался, пока при двадцать седьмом пассажах практически все они не приобрели его повторно. Кудике, однако, в аналогичных экспериментах не удалось вызвать повторное приобретение путем трансплантации.

Под действием различных лекарственных средств и антител были получены расы трипаносом, устойчивые к этим веществам. Они действительно размножаются, по крайней мере, когда содержатся у того же вида животных, у которого была приобретена резистентность. Относительно того, вызывается ли изменение вирулентности при прохождении через определенных животных или нет, общего согласия пока нет.

Говорят, что другие изменения, особенно в размере и некоторых элементах структуры, происходят, когда определенные трипаносомы, присущие млекопитающим, передаются через хладнокровных позвоночных (Вендельштадт и Феллмер), и утверждается, что эти изменения сохраняются, но наблюдения пока не подтверждены.

Эксперименты, недавно проведенные Вольтереком с *дафниями*, интересны тем, что дали определенный положительный результат, по крайней мере, пока на яйцеклетки влияли условия, прежде чем покинуть тела родительских особей. Наблюдения касаются потомства, получаемого из *партеногенетических* яиц. Самки, несущие эфиппии (оплодотворенные яйцеклетки), были изолированы до тех пор, пока эфиппии не были отброшены, и таким образом потомство от оплодотворения было исключено. Самцы, конечно, время от времени появлялись в культурах, но поскольку оплодотворенные яйцеклетки были отвергнуты, их присутствие не повлияло на результат. Наиболее примечательные наблюдения связаны с *Daphnia longispina*.

У этого вида, обитающего в нижнем озере в Лунце, передняя часть тела была тупой и почти круглой в профиль; но при выращивании в теплых условиях и при обильном питании передняя часть тела превратилась в удлинённый "шлем", как называет это Вольтерек. Эксперимент показал, что изменение произошло в первую очередь из-за обилия пищи и в меньшей степени из-за температуры.

Это различие возникло, как только вид был помещен в теплицу, но когда модифицированные особи были возвращены в исходные условия, к более низкой температуре и скудному питанию,

следующее поколение вернулось к своей первоначальной форме. После двухлетнего культивирования и примерно 40 поколений в более благоприятных условиях, когда их аналогичным образом вернули к более низкой температуре и скудному питанию, *первое поколение*, родившееся в этих условиях, получило шлем, подобный модифицированным родителям. Вольтерек придерживается мнения, что яйцеклетки были еще несформировавшимися в то время, когда родители были возвращены обратно, и влияние благоприятных условий на несформировавшиеся яйцеклетки он называет "праиндукцией". Эффект никогда не распространялся дальше одного поколения, после чего штамм возвращался в свое первоначальное состояние.

Тот факт, что влияние на потомство поначалу не проявлялось, заставил Вольтерека ожидать, что при более длительном выращивании в благоприятных условиях это влияние будет еще больше усилено, но это ожидание так и не оправдалось, хотя попытки предпринимались снова и снова.

Аналогичные эксперименты проводились с *Hyalodaphnia cucullata*, которая гораздо более чувствительна к культурным влияниям и в природе проявляет значительное удлинение шлема в результате сезонной модификации, но результаты были по существу такими же, как и в предыдущем случае, никаких изменений, выходящих за рамки первого поколения, родившегося после восстановления до *нормальных условий*.^[5]

Единственная критика этих чрезвычайно интересных результатов, которая напрашивается сама собой, заключается в том, что, возможно, первоначальный вид модификации на самом деле был вызван *ненакопленным* воздействием условий, а каким-то изменением в самих условиях, которое не было замечено. Трудно понять, как длительный период времени или даже смена нескольких поколений могли оказать столь специфическое влияние на расу. Несомненно, многие часто смутно предполагают, что может потребоваться длительный период времени для того, чтобы воздействие климата или других условий окружающей среды проявилось в организме, который поначалу не реагирует таким образом. Я никогда не мог увидеть никаких оснований для такого мнения или того, как это можно перевести в термины физиологического факта, и я полагаю, что в тех случаях, когда для получения эффекта действительно требуется промежуток времени, влияние продления скорее на условия, чем на организмы. Таким образом, реакция организмов, вероятно, указывает не на то, что существо в конце концов почувствовало последствия из-за их накопленного воздействия на себя, а на то, что условия наконец созрели.

Поскольку этот лист проходит через прессу, Agar опубликовала^[6] резюме доказательств относительно другого сопоставимого случая с партеногенетическим штаммом дафний, *Simocephalus vetulus*. При употреблении определенных ненормальных продуктов форма тела изменяется, края панциря загибаются назад, обнажая придатки. Потомство модифицированных таким образом животных демонстрировало аналогичные изменения в первом и, в очень незначительной степени, во втором поколении, хотя первоначальных матерей перевели в нормальные условия до того, как они отложили яйца. В третьем поколении наблюдалась "очень выраженная реакция в противоположном направлении". Agar предполагает, что изменение может быть вызвано некоторыми токсиноподобными веществами, пассивно переносимыми яйцеклеткой в следующее поколение, против которых протоплазма в конечном итоге вырабатывает антитело.

Эксперименты, которые в последние годы рассматривались авторами-эволюционистами как наиболее убедительное доказательство того, что прямое воздействие окружающей среды

может вызывать вариацию зародышей, были проведены профессором У. Л. Тауэром из Чикаго на *Leptinotarsa*, картофельных жуках. Эта работа приобрела значительную известность и была общепризнана как вносящая определенный вклад в расширение знаний. После частого чтения статей Тауэра и после того, как я имел честь видеть некоторые из проводимых экспериментов (в 1907 году), я все еще сомневаюсь относительно значимости, которую следует придавать этому вкладу.

Работа описана в двух основных публикациях, первая из которых появилась в 1906 году.[7] Этот трактат содержит огромное количество информации о многочисленных видах и разновидностях этих жуков, которых автор наблюдал и разводил во многих частях их распространения по всей территории Соединенных Штатов, Мексики и Центральной Америки. Та часть книги, которая, естественно, вызвала наибольший интерес, - это та, в которой Тауэр утверждает, что, подвергая жуков изменению температуры и влажности, он заставил их произвести потомство, совершенно непохожее на них самих, которое в нескольких случаях дало настоящие результаты.

Следует очень сожалеть, что автору не довелось познакомиться с менделевским анализом на более ранней стадии исследования. Тогда с доказательствами можно было бы обращаться гораздо более упорядоченно и всесторонне, и были бы учтены несколько возможностей ошибки.

Штаб-квартира рода, очевидно, находится, как утверждают Тауэры, в Мексике и прилегающих странах. В этом регионе существует большое количество форм, некоторые очень локальные, некоторые, как, например, хорошо известная *decemlineata*, [8] более широко распространена. Почти все различия проявляются в особенностях окраса и рисунка, а границы видов еще более неопределимы, чем это обычно бывает у разнообразнейших животных. Тауэр подразделяет различные типы на семь групп, из которых наиболее изученной является та, которую он называет *группой линеат*. К этой группе относятся все формы, о которых здесь идет речь, и, как я понимаю, они полностью различаются между собой по размеру, цвету и рисунку. В скрещиваниях, проведенных между несколькими формами группы *lineata*, нет никаких намеков на бесплодие; фактически, они представляют, как и многие *Chrysomelidae*, хороший пример того, что большинство из нас сейчас назвали бы полиморфным видом, состоящим из множества видов, некоторые из которых найдены существующими в одной местности, другие географически изолированы.

Серия экспериментов была посвящена попытке зафиксировать штаммы, соответствующие крайним значениям непрерывных вариаций. Например, особи с наибольшим количеством черного пигмента и особи с наименьшим количеством черного, взятые из популяции, постоянно изменяющейся в этом отношении, были выведены отдельно; но почти всегда отбор не приводил к заметному изменению среднего значения популяции. Вариации в этих случаях, очевидно, носили флуктуационный характер. Однако в некоторых случаях были обнаружены реальные генетические различия, и штаммы, проявляющие их, были, как обычно, быстро зафиксированы.

Тауэр указывает, что несколько разновидностей (или видов, как он предпочитает их называть) были явно рецессивными по отношению к *decemlineata*. Наиболее наглядно это продемонстрировано на примере формы, называемой *pallida*, которая представляет собой бледное существо с истощенным видом, с оранжевой частью грудной клетки, почти белой, и глазами, лишенными пигмента.[9] Эта форма вела себя как обычный менделевский рецессивный, верно размножаясь всякий раз, когда она появлялась в культурах, или когда

особи, найденные в дикой природе, изучались в неволе. Аналогичным образом было показано, что черная форма, которую Тауэр называет *melanicum*, является менделевским рецессивом. Дикие особи этой разновидности противоположных полов не были одновременно встречаются в природе, и таким образом нет возможности разводить их вместе, но наследственное поведение было замечено в F₂ поколения от *melanicum* нашли сочетания с сельскохозяйственных культур в Харьковской. Также проводились эксперименты, указывающие на то, что разновидность с полосами, анастомозирующими попарно (*извилистая*), была еще одним рецессивным, и что разновидность, получившая название "*rubri—vittata*", давала промежуточный показатель F₁ с последующей сегрегацией. Все это формы *decemlineata* Stål.

Аналогичные наблюдения были сделаны в отношении форм, рецессивных по отношению к *multitaeniata* Stål. Из них два были выброшены самим *multitaeniata*, а именно формой, названной Столем *melanothorax* рассматриваемой им как вид, и той, которая носит название *rubicunda* n. sp. Факты, подтверждающие рецессивное поведение нескольких их форм, можно найти в следующих местах книги Тауэра:

бледная, стр. 273-278.

меланикум, стр. 279.

извилистая, стр. 280.

рубривиттата, стр. 280-281.

меланоторакс и рубикунда, стр. 283-285.

Следуя этому доказательству рецессивной природы шести перечисленных форм, Тауэр описывает эксперименты, показывающие, как он считает, что появление некоторых из них может быть вызвано особым обращением с родителями во время "роста и оплодотворения" (стр. 287) яйцеклеток. Наиболее ярким примером является тот, в котором 4 самца и 4 самки *decemlineata* содержались в очень жаркой (в среднем 35 ° C) и сухой среде и при низком атмосферном давлении (19-21 дюйм). Отложенные яйца были восстановлены в естественных условиях. Они дали 506 личинок, из которых вышло 14 нормальных, 82 *бледных* и 2 "*непорочных грудных*", то есть без пигмента на переднеспинке. Отчет об остальной части эксперимента несколько сложен, но я понимаю, что *pallida*, из которых выжили только двое, вели себя как нормальные рецессивные особи при разведении до данного типа: также, что родители, после того как отложили яйца, история которых была приведена, были восстановлены до нормальных условий и отложили 319 яиц, которые дали 61 нормальное.

В другом случае нормальные родители отложили 409 яиц в жарких и сухих условиях, а при восстановлении нормальных условий те же родители отложили 840 яиц. Затем 409 яйцеклеток дали 64 взрослым особям следующим образом:

	Самцы	самок
сельскохозяйственных культур в Харьковской	12	8
бледной	10	13
<i>immaculothorax</i>	2	3
<i>albida</i>	9	7
	--	--

Из 840 яиц, отложенных в нормальных условиях, получилось 123 нормальных *decemlineata*.

Аналогичные эксперименты были проведены с *multitaeniata* и дали сопоставимые результаты, причем два рецессивных вида (*melanothorax*, *rubicunda*) появлялись в большом количестве, когда родители подвергались воздействию тепла, но в этом случае атмосфера оставалась насыщенной влагой, а не сухой, как в предыдущем случае. Те же самые родители, переведенные в нормальные условия, давали только нормальных детей.

Наконец, форма *undecimlineata* подверглась "экстремальному воздействию высокой температуры, на 10°C выше средней", и сухой атмосферы, в результате чего из 190 яиц появилось 11 жуков, все из формы *angustovittata* Jacoby, которые впоследствии размножились в соответствии с этим типом (см. стр. 295).

В описанных результатах этих экспериментов есть одна особенность, которую я считаю совершенно необъяснимой. Тауэр никак ее не комментирует. Действительно, из общего содержания статьи я делаю вывод, что он не только не осознает, что излагает что-либо, противоречащее обычному опыту, но скорее считает результат соответствующим ранее сформированным ожиданиям. Речь идет о генетическом поведении доминантных нормальных особей, полученных в ненормальных условиях. Эти нормальные особи были результатом скрещивания родителей, которые, как было объявлено, одновременно давали много рецессивных гамет. Следовательно, следует ожидать, что некоторые из этих нормальных особей будут гетерозиготными, если не произойдет какого-либо селективного оплодотворения. Тем не менее, в каждом случае сообщается, что они и их потомство постоянно размножались правильно. Я специально ссылаюсь на таблицы, приведенные на стр. 288, 289, 292 и 293. Тауэр не упоминает о каких-либо опасениях по поводу этого результата, и я думаю, что он считает, что описывает явления в общей гармонии с идеями мутации, выраженными Де Фризом. Возможно, так оно и есть; но любому, кто знаком с аналитическим разведением, ход этих экспериментов должен показаться настолько удивительным, что требует самого тщательного независимого подтверждения.

В 1910 году [10] Тауэр опубликовал отчет о дальнейших экспериментах с *Leptinotarsa*. Описанная работа касалась двух тем. Были произведены скрещивания трех форм, *undecimlineata* Stål, *signaticollis* Stål и "*diversa*", названных Тауэром в качестве нового вида. Различия между этими тремя особями частично зависят от особенностей взрослых особей и частично от особенностей личинок. У взрослых особей *undecimlineata* и *diversa* надкрылья полосатые, но у *signaticollis* надкрылья без полос. Личинки *signaticollis* и *diversa* желтые, а личинки *undecimlineata* белые. [11] Более того, у *signaticollis* и *diversa* черный цвет увеличивается на третьей стадии развития личинок с образованием поперечных полос, которые отсутствуют у *undecimlineata*. Общий ход экспериментов показывает, что эти различия могут быть приблизительно представлены как обусловленные действием трех факторов, любой из которых может независимо присутствовать или отсутствовать. Полосатость надкрылий и личинок обусловлена отдельным фактором. Что касается различия между желтыми и белыми личинками, данные не доказывают, что существует явное доминирование какого-либо цвета, и я делаю вывод, что гетерозиготы часто промежуточные.

Главный вклад, на который претендует эта новая статья, связан с различиями в результатах, полученных в результате скрещивания этих трех типов при разных средних температурах.

Сначала мы рассмотрим четыре эксперимента, которые я пронумеровал (1), (2), (3), (4):

1. *Signaticollis* ♀ × *diversa* ♂ размножались при средней температуре 80 ° F. днем и 75° F. ночью дали две группы примерно в равном количестве. Первый (49) был чистокровным *сигнатиколлис* и выведен истинно. Второй (53) был промежуточного типа, который при скрещивании дал типичный менделевский результат — 1 знак: 2 промежуточных: 1 число.

2. Далее, в соответствии с первоначальным описанием в опубликованной статье, нам сообщается, что *sig* ♀ × *div* ♂ размножались вместе при дневной температуре. среднее значение 75 ° F. и среднее значение ночи 50 ° F. дали только *промежуточное значение*, которое впоследствии привело к нормальному соотношению 1: 2: 1. Два скрещивания были повторены одиннадцать раз с одинаковыми результатами.

В дальнейшем эксперименте (3) *signaticollis* ♀ × *diversa* ♂ разводили в тех же условиях, что и в expt. (1). Они снова дали *сигналы* и промежуточные, как и раньше, в примерно равных количествах. *Сигнал*. как и раньше, результат был верным, и промежуточный результат дал 1: 2: 1, все точно так же, как и в expt. (1).

В перспективе. (4) *те же родители, которые использовались* в (3), были снова спаривены в условиях expt. (2) при более низкой температуре и на этот раз дали *исключительно сигнатиколлис*, который размножался в течение четырех поколений. Этот эксперимент был повторен семь раз с одинаковыми результатами.

Приведены диаграммы, представляющие все эти истории в графическом виде.

Из этих наблюдений Тауэр делает вывод, что определение доминирования и вытекающий из него тип поведения явно зависят от условий, возникающих при объединении зародышевой плазмы.

Следует отметить, что expts. (1) и (3) дали идентичные результаты, но (2) и (4), хотя были применены во многом одинаковые условия, расходятся, поскольку (2) дали все промежуточные продукты, в то время как (4) дали *все признаки*. В *Америке. Nat.*, XLIV, 1910, стр. 747, профессор Т. Д. А. Кокерелл прокомментировал эту статью Тауэра и указал, что где-то должна быть ошибка, поскольку, когда он обсуждает эти эксперименты, Тауэр говорит о (2) и (4) как подтверждающих друг друга. На это Башня ответила^[12], что произошла ошибка. Он утверждает, что при подготовке статьи "некоторые незначительные эксперименты были взяты из более крупной серии и объединены, чтобы проиллюстрировать общий момент в поведении альтернативных признаков при наследовании", и что expt. (2) был непреднамеренно введен вместо другого, который он желает заменить. В этом, который я пронумеровал (5), *signaticollis* ♀ × *diversa* ♂ из точно таких же запасов, что и те, что использовались в (1), были спаривены при более низких температурах, указанных в (2), в среднем днем 75 ° F., ночью 50 ° F. Это дало весь тип *signaticollis* с узким диапазоном изменчивости, который в некоторых случаях соответствовал F₆. Тауэр говорит, что он повторил этот эксперимент шесть раз с одинаковыми результатами.

Тем не менее, он продолжает говорить, что описание expt. (2), который был повторен одиннадцать раз с идентичными результатами, был правильным "насколько это было задано".

Этот эксперимент был "проведен во второй серии культур, параллельных приведенной, но в котором задействованы другие факторы, которые в Н. 410 [му (2)] приводят к типичному менделевскому поведению". Он добавляет, что "в настоящее время его "не интересует какое—либо утверждение о том, что это за факторы, или об их связи с поведением, приведенным в сериях Н. 409, Н. 411, Н. 409/11 [мои (1), (5) и (3)- (4)], которые являются простейшими и наиболее легко представимыми сериями, полученными при скрещивании *signaticollis* и *diversa*".

Вмешательство профессора Кокерелла, таким образом, выявило тот факт, что мы пока располагаем лишь небольшой избранной частью имеющихся у нас доказательств, даже в том, что касается влияния температуры на скрещивание *signaticollis* ♀ × *diversa* ♀. Мы узнаем, что при более низких температурах результат был в одиннадцать раз выше ожидаемого и в шесть раз неожиданнее; кроме того, именно непреднамеренности автора мы обязаны тем, что вообще услышали об ожидаемом результате, и что, хотя ему известны факторы, определяющие расхождение, он пока отказывается назвать их. В этих обстоятельствах мы пока едва ли можем рискнуть оценить значение этих записей.

Далее в статье описываются несколько сопоставимые, но более сложные случаи, когда изменение окраски взрослых особей и личинок зависело от температуры при скрещивании между *undecimlineata* и *signaticollis*. В нынешнем виде результаты очень поразительны и неожиданны, но я думаю, что ввиду того, что было допущено в отношении предыдущей части документа, полное обсуждение может быть отложено до получения подтверждения.

Однако одна особенность требует замечания. Эта вторая статья написана, по-видимому, без каких-либо ссылок на открытия, о которых Тауэр рассказал в своей предыдущей книге, на которые нет никаких намеков. Это наиболее заметно в случае эксперимента, в котором (стр. 296, Н. 700A) *undecimlineata* ♀ (доминант) был скрещен с *signaticollis* ♂ в результате чего все потомство было *undecimlineata* и выведено в соответствии с этим типом (партеногенез был проверен, но так и не был обнаружен). Этот эксперимент проводился при температуре, составлявшей в среднем 95° F ± 3,5° днем и 89° F ± 4,8° ночью, и влажности, равной 84 процентам. днем и на 100 процентов. ночью; но в предыдущей книге (стр. 294) нам сказано, что чистые *undecimlineata* размножались вместе "при экстремальном воздействии высокой температуры, на 10 ° C выше средней" и относительной влажности 40%. дали только 11 жуков, все *angustovittata*. Но ссылка на табличку 16, рис. 2, показывает, что *angustovittata*, должно быть, чрезвычайно похожа на *signaticollis*, поскольку, как и у нее, полосы на надкрыльях устарели, и если вообще есть какое-либо заметное отличие, то оно может быть только у личинок. Кажется странным, что если *undecimlineata* действительно выделяет яйцеклетки этого рецессивного типа при высоких температурах, на этот факт не следует ссылаться в связи с эксп. Н. 700A, где, поскольку отцом был *signaticollis*, обладающий тем же рецессивным признаком, можно было ожидать, что их появление не останется незамеченным. Температура в более старом эксперименте, конечно, задана не с такой большой точностью, как во втором, и, возможно, она была еще выше. Влажность также сильно различалась. Тем не менее, обсуждая эти явления, мы должны ожидать некоторого упоминания об очень замечательном и тесно связанном открытии, о котором сам Тауэр ранее сообщил в отношении того же вида.^[13]

Нерешительность, которую я начал испытывать в отношении этих двух публикаций Тауэра, была, признаюсь, усилена появлением деструктивной критики со стороны Гортнера^[14] который изучил части главы III книги Тауэра, в которых он довольно подробно обсуждает химию

пигментов у *лептинотарсы* и других животных. Как показал Гортнер, это обсуждение, хотя и проводится со всей демонстрацией уверенности, демонстрирует такое элементарное незнание как специального предмета, так и химии в целом, что его нельзя принимать всерьез.

Некоторые наблюдения, сделанные доктором У. Т. Макдугалом[15] также были интерпретированы как показывающие фактическую причину генетической изменчивости в результате химической обработки. Из них, пожалуй, наименее вызывающими возражения были эксперименты с *райманнией пахучей*, патагонским растением, близким к *энотере*. В завязи были введены различные вещества, и из некоторых семян, которые впоследствии образовались в них, был выведен замечательный новый сорт. Эта изменяющаяся или мутационная форма разительно отличалась от родительского типа, с которым она не была связана никакими интерградационными формами, и она правильно размножалась. Он не образовывал розетки, вырастал до гораздо меньших размеров, чем родительский, и был полностью голым, а не очень волосатым, как родительский тип. По доброте доктора Бриттон в 1907 году в ботаническом саду Бронкс-парка мне показали образцы этих растений, и я могу засвидетельствовать их весьма примечательные особенности. Они выглядели несколько вяло, и на первый взгляд их можно было принять за патологический продукт, но они действительно размножались на протяжении нескольких поколений. Однако, исходя из имеющихся свидетельств, я ни в коем случае не уверен, что их первоначальный вид был следствием примененного лечения. Это лечение имело самое разнообразное описание. Двое мутантов произошли от яичника, который был обработан десятипроцентным раствором сахара. Десять произошли от яичника, в который было добавлено 0,1%. был введен раствор нитрата кальция. Один был из капсулы, которая "подверглась воздействию радиевого карандаша". Макдугал говорит об этих результатах как о решающих, но очевидно, что прежде чем такие доказательства могут быть приняты даже к рассмотрению, контрольными экспериментами должно быть показано, что отдельные растения, которые выбросили мутанта, сами по себе нормально размножались в обычных условиях. Нет ничего более вероятного, чем то, что мутант был обычным рецессивным. Я могу добавить, что мистер Р. Х. Комптон провел ряд экспериментов с *срайманнией пахучей*, выращенной из семян, любезно предоставленных мне доктором Бриттон, вводя в яичники различные вещества, в том числе названные Макдугалом; но, хотя из обработанных яичников было выведено многочисленное потомство, все они были нормальными. Макдугал также сообщает, что некоторые мутационные формы произошли из яичников *Oenothera Lamarckiana*, подвергшихся воздействию радиевых карандашей, а также из *Oenothera biennis*, которым вводили сульфат цинка. Был выведен своеобразный мутант, но, принимая во внимание частоту подобных случаев у этих видов, он совершенно справедливо расценил это свидетельство как сомнительное применение. В более поздней статье,[16] однако, он вернулся к теме и подтвердил свою убежденность в том, что появление мутанта среди сеянцев, выращенных из завязи *энотеры двухлетней*, обработанной сульфатом цинка, действительно было следствием инъекции, заявив, что изменение, ранее наблюдавшееся у вида, впоследствии было показано, что оно вызвано грибковым заболеванием. Обстоятельства, на которые он в основном указывает в поддержку своей точки зрения, заключаются в том, что мутация была выведена верно, но это всего лишь свидетельство ее генетического своеобразия, которое, конечно, могут признать те, кто по-прежнему не убежден относительно первоначальной причины ее появления. Он добавляет, что проводит аналогичные эксперименты примерно с двадцатью родами; но что более срочно необходимо, так это повторное подтверждение первоначального наблюдения. Когда будет показано, что эта мутация может происходить с любой регулярностью из растения, которое иначе не производит

ее при обычном самооплодотворении, исследование может быть с пользой распространено на другие растения.

Любопытный и новый эксперимент, который, однако, привел в конечном итоге к отрицательному результату, был проведен Ф. Пейном. Много дискуссий было проведено по поводу слепоты пещерных животных. Этот феномен является одной из хорошо известных трудностей, и большинство из нас согласилось бы, что теория эволюции путем естественного отбора малых различий не дает по-настоящему удовлетворительного объяснения ему. Те, кто верит в причинность таких изменений влиянием окружающей среды и в их передачу по наследству, делают, конечно, простое предположение, что темнота является причиной потери зрения и что неиспользование привело к уменьшению органов зрения. Пейн разводил *Drosophila ampelophila*, жмыховую муху (которую легко содержать в неволе, питаясь ферментирующимися бананами) в течение шестидесяти девяти поколений в темноте. В конце этого периода не произошло никаких заметных изменений ни в строении глаз, ни в каком-либо другом отношении. Число поколений, возможно, может считаться недостаточным для доказательства чего-либо, но сравнивая их, как это делает он, с поколениями человечества, мы видим, что они соответствуют периоду примерно в две тысячи лет, интервалу гораздо более длительному, чем те, которые многие авторы в конкретных случаях сочли достаточными.

В своей первой статье Пейн утверждает, что, хотя никаких структурных различий не было заметно, мухи, выведенные в темноте, реагировали на свет с меньшей готовностью, чем те, которые были выращены в нормальных условиях, и он склонен думать, что обработка, таким образом, произвела определенный эффект. Однако после более тщательных проверок он отказался от этого заключения. Было доказано, что как отдельные мухи, так и отдельные группы мух, как выведенных на свету, так и выведенных в темноте, сильно различались в своих реакциях, которые измерялись путем подсчета времени, необходимого мухе, чтобы добраться до светлого конца закрытой трубки, при этом различные источники ошибок были устранены. Далее он обнаружил, что эти различия в поведении не были унаследованы каким-либо простым способом, но он склонен приписывать их случайным различиям в характере пищи, что представляется достаточно вероятным.^[17]

В нескольких недавних публикациях Бларингхем^[18] описал происхождение многих аномальных форм растений, особенно кукурузы, которые он приписывает различным увечьям, применяемым к родителям. В связи с этим вновь возникает та же трудность, которая была выражена в других случаях, заключающаяся в том, что, прежде чем делать какие-либо выводы относительно ценности таких доказательств, мы должны знать, что обработанные растения принадлежат к действительно чистой линии, которая, если бы была предоставлена природе при обычных обстоятельствах ее жизни в данной местности, имела бы нормальное потомство. Аномалий предостаточно в опыте каждого, кто исследует лотки с проростками практически любого вида растений, и хорошо известно, что у кукурузы они встречаются исключительно часто. Некоторые из них, с которыми мы сталкиваемся при попытке созревания кукурузы в этой стране, очень похожи на те, которые описывает Бларингхем, заключающиеся в неравномерном распределении полам, форме метелок и т.д. Многие из них, несомненно, являются дефектами развития из-за серости нашего климата, но другие, по-видимому, являются генетическими и могут повториться у потомства, как бы ни лечили. Если бы кто-нибудь, работающий в климате, где можно было бы выращивать кукурузу в совершенстве, повторил эти эксперименты и показал, что штамм, который был абсолютно надежным и нормальным в своем генетическом

поведении, после нанесения увечий дал различные типы, наблюдаемые Бларингемом, это было бы доказательством, по крайней мере, того, что повреждение родительских тканей могло повлиять на развитие семени настолько, что изменились его свойства. Такие доказательства могли бы быть использованы по назначению; но в ожидании расследования такого рода я склонен рассматривать эти наблюдения вариаций, вызванных травмой родителей, скорее как наводящие на размышления, чем как убедительные.

Некоторые свидетельства удивительно интересного рода были собраны Дж. Х. Пауэрсом^[19] относительно структуры и привычек *Amblystoma tigrinum*, которые привели его к выводу, что на паразитические различия в форме, анатомии и процессах развития могут влиять непосредственно изменения условий жизни. Хорошо известно, что вокруг *Amblystoma tigrinum* группируется множество форм, различающихся в различной степени. Считается, что некоторые из них географически изолированы, другие встречаются вместе в одних и тех же водах, и, как обычно, власти сильно разошлись во мнениях относительно количества названий, которые следует дать. Эти формы были подробно изучены Коупом, который описал их в *Ватрахи Северной Америки*. Точка зрения, которой он склонялся, заключалась в том, что индивидуальные вариации *Amblystoma tigrinum* были результатом различий во времени и полноте метаморфозы, и они рассматривались как вызванные внешними причинами, такими как различия в сезоне, температуре и географических условиях. Пауэрс, однако, утверждает, что, собирая материал в радиусе шести-восьми миль, он обнаружил почти, если не совсем, всю "гамму зарегистрированных вариаций этого вида". Однако некоторые из них, как он утверждает, возникали редко, за исключением экспериментальных условий, но для их получения не было обнаружено необходимости в значительных различиях в температуре. По его словам, каждый год ему удавалось увеличивать количество необычных видов, встречающихся на одном и том же небольшом участке в природе, пока количество естественных вариаций не сравнялось, по крайней мере, с тем, которое Коуп видел в коллекциях Национального музея и Академии Филадельфии.

Пауэрс утверждает, что его наблюдения никоим образом не подтверждают точку зрения Коупа о том, что эти различия в основном относятся к различиям в полноте метаморфозы, и, напротив, он рассматривает метаморфозу как в целом нивелирующий процесс, имеющий тенденцию к уничтожению разнообразия. Огромные различия в размерах и пропорциях, которые он описывает, можно оценить только по его фигурам. Они затрагивают почти все особенности организации тела. Эти поразительные различия, по его мнению, вызваны различиями в питании, "различиями в привычных способах передвижения", различиями в возрасте, в котором происходят метаморфозы, и половыми различиями. Помимо половых различий, он рассматривает главные различия, вкратце, как "приобретенные вариации личинки".

В качестве примера он приводит значительное удлинение некоторых форм, "обусловленное, во-первых, медленным ростом, во-вторых, привычкой свободно плавать, в-третьих, продлением личиночной жизни и, наконец, достижением самцами половой зрелости", как в жаброобразном, так и в не-жаброобразном состоянии. Он описывает быстрый рост одних и медленный рост других. Личинка промежуточного типа может вырасти примерно на сантиметр в месяц, но быстрорастущая особь может вырасти более чем в четыре раза больше. По его словам, более медленные темпы роста могут быть вызваны зимней подкормкой и другими видами лечения.^[20]

Когда, однако, он переходит к описанию влияний, которые, по его мнению, оказывает привычка свободно плавать, я невольно задаюсь вопросом, не являются ли, в конце концов, на большинстве этих иллюстраций первичные различия на самом деле не генетическими. "Экземпляры, выращенные в одном и том же аквариуме или в похожих аквариумах бок о бок со всеми условиями, настолько однородными, насколько это возможно для них создать, редко представляют собой поразительные примеры широкоголовых, короткотелых и короткохвостых видов, которые обычно обитают на дне, в то время как другие, стройные и удлиненные, свободно плавают и находятся в почти таком же постоянном подвешивании и движении, как золотые рыбки". Позже он снова напишет: "И все же, несмотря на однородность этих благоприятных условий, личинки вскоре начали разделяться на две заметно отличающиеся друг от друга группы: одна необычно компактных пропорций, другая однородного промежуточного телосложения, такое встречается чаще всего". На мой взгляд, едва ли возможно удержаться от вывода, что, хотя могут быть определенные реакции на определенные условия, все же главные различия являются генетическими, и что именно эти различия наделяют способностью реагировать. Всегда трудно определить, какую роль соответственно играют причина и следствие; но когда утверждается, что "животное со слабыми конечностями, длинным телом и длиннохвостым телом почти волей-неволей становится плавающим волнообразно, в то время как представитель с сильными конечностями, коротким хвостом и тяжелым телом, когда ему быстро навязывают эти характеристики, при определенных обстоятельствах столь же принудительно становится ползающим", мы чувствуем, насколько ошибочными могут быть любые оценки причинно-следственной связи.

Одним из самых замечательных и интересных разделов статьи Пауэрс является тот, в котором он описывает различия в строении тела и привычках, которые он приписывает каннибализму, и весь отчет об этих явлениях следует читать в оригинале. Похоже, что существуют два совершенно разных типа личинок: личинки с узкой головой и тонким телом, которые питаются по большей части мелкими ракообразными, такими как *дафнии*, и личинки с огромными ртами и очень широкими головами, которые совершенно не обращают внимания на таких мелких животных и питаются личинками амфибий, будь то своего собственного или другого вида. Как показывают иллюстрации, различия между этими двумя типами очень велики, и различия в инстинктах и поведении не меньшие. Каннибалы не обращают внимания на пелагических ракообразных, вяло лежащих на дне, немедленно поднимаясь для яростной атаки на более крупных живых существ, которые приближаются к ним. Ничто, кроме самых неопровержимых доказательств, основанных на многочисленных контрольных экспериментах, не должно убедить нас в том, что такие различия не являются в первую очередь генетическими, и при нынешнем уровне знаний я склонен думать, что семьи действительно состоят из индивидуумов, которые готовы перенять привычку каннибала, если представится возможность, и других, которые врожденно неспособны к этому. Вполне возможно, что если исключить все шансы на каннибальскую диету, полное развитие широкой головы и рта или других особенностей никогда не станет заметным, но я сомневаюсь, что такое изменение могло быть вызвано у какой-либо особи, взятой наугад.

ГЛАВА XI.

Стерильность гибридов. Заключительные замечания.

Когда мы рассматриваем влияние недавних открытий на те всеобъемлющие схемы эволюции, которыми мы раньше были довольны, мы обнаруживаем, что некоторые детали процесса легче представить. Теперь мы легко понимаем, как разновидности, однажды сформировавшись, могут сохраняться, но в то же время трудности, с которыми до сих пор сталкивались с самоуспокоенностью, становятся огромными в свете новых знаний. Те, кто знаком с современными генетическими исследованиями, настолько широко признают это, что большинство из них справедливо склонны отложить обсуждение. Действительно, предпосылки, на которых должно основываться такое обсуждение, почти полностью отсутствуют.

Трудности, на которые я в основном ссылаюсь, не связаны с феноменом адаптации, хотя они достаточно серьезны. Рассматривая этот предмет, я чувствовал себя обязанным выразить скептицизм относительно достоверности почти всех новых свидетельств передачи приобретенных признаков. В настоящее время максимум, что мы вынуждены принять, - это доказательство того, что (1) у некоторых партеногенетических форм вариации, или, возможно, мы можем сказать, пороки развития, возникающие в ответ на особые условия, повторяются в одном или, возможно, в двух поколениях, полученных бесполом путем после удаления в другие условия. (2) Жестокое обращение может в редких случаях так повлиять на зародышевые клетки, содержащиеся в родительских, что у особей, возникших в результате оплодотворения этих клеток, наблюдается остановка развития, подобная той, которой подверглись их родители.

Я не сомневаюсь, что свидетельства такого рода будут значительно расширены. Как вклад в генетическую физиологию эти факты очень важны и интересны, но я не думаю, что кто-либо, поразмыслив, почувствует побуждение от таких указаний возродить старые верования в прямое происхождение адаптаций.

В этом отношении мы просто остались там, где были. Сила возражений, основанных на существовании адаптационных механизмов, не больше, чем была всегда. Напротив, тот факт, что вариации теперь могут быть столь широко признаны определенными, является некоторым облегчением трудности. Более того, мы можем развеять иллюзию, что для всех определенных или фиксированных признаков можно предположить некоторое утилитарное обоснование. На этот вопрос изучение вариативности дало совершенно ясный ответ.

Откровенно признавая, что постоянство признаков в целом не обязательно означает полезность для их обладателей, мы избавляем себя от отвлекающего предварительного занятия и готовим свой разум к исследованию свойств живых организмов в том же духе, в каком химик и физик исследуют свойства неорганических материалов. Существо сохраняется не только благодаря своим характеристикам, но и вопреки им, и факт его стойкости доказывает не более чем то, что в целом баланс его свойств оставляет что-то в его пользу.

Кстати, можно отметить, что тот факт, что структуры живых существ в целом являются адаптивными, не всегда был очевиден. Хотя для натуралистов нынешнего поколения это прописная истина, нам стоит только обратиться к Бюффону, чтобы обнаружить, что в его философии природы это не играло существенной роли. Отрывок, в котором Бюффон описывает то, что он считает заброшенным и деградировавшим состоянием Дятла, хорошо известен. Мы

привыкли думать о дятле как о прекрасном примере адаптации к образу жизни; но Бюффон после перечисления тяжелых особенностей существования птицы, вынужденной зарабатывать себе на жизнь, прокалывая кору деревьев в позе постоянного принуждения, замечает^[1] "Это инстинктивная работа и гротеск у уаза, рожденного в одночасье трижды и навсегда. Il a reçu de la Nature des organes et des instrumens appropriés a cette destinée *ou plutôt il tient cette destinée même des organes avec lesquels il est né*" (my italics). Его размышления о ходулях (*Himantopus*) кажутся нам еще более странными, поскольку мы привыкли видеть в поразительной длине и тонкости голени и в других особенностях их организации явную адаптацию к болотному образу жизни. Однако для Бюффона эта любопытная птица казалась бедным, заброшенным созданием, экстравагантным в своих диспропорциях, одним из неудачных творений, оставшимся тенью на картине, составленной из более успешных усилий природы.^[2] Эту тему он развивает довольно подробно, будучи явно довольным идеей.

Наш подход к этим вещам, несомненно, более здравый и плодотворный, чем у Бюффона, но хорошо бы помнить, что то, что кажется нам столь очевидным, выглядело совершенно иначе для других замечательных наблюдателей; и как бы глупо ни было упускать из виду простые примеры адаптации, гораздо худшей ошибкой является видеть адаптацию повсюду. Я не стремлюсь преуменьшить реальную и постоянную трудность, которую создает существование адаптаций, но предположением о том, что все нормальные специфические различия носят адаптационный характер, эта трудность была совершенно необоснованно увеличена.

В этих отношениях можно утверждать, что был достигнут прогресс, даже если внешне этот прогресс кажется незначительным.

Но все конструктивные теории эволюции были построены на понимании того, что то, что мы знаем об отношении разновидностей к видам, оправдывает предположение, что одно явление является фазой другого и что каждый вид возникает или произошел от другого вида либо путем одной, либо нескольких генетических стадий. В разновидностях мы привыкли думать, что видим эти шаги. Мы все еще достаточно мало знаем о способе возникновения вариаций, но мы начинаем кое-что понимать, и если мы спросим себя, соответствует ли наше знание, каково оно есть, нашим прежним ожиданиям, мы не сможем с какой-либо уверенностью утверждать, что соответствует. Среди генетически исследованных растений и животных есть много примеров очень ярких и отчетливых разновидностей. Многие из них могли бы быть достаточно легко приняты за виды даже самыми придирчивыми систематиками, и немало таких было рассмотрено при классификации; но когда мы исследовали их отношение друг к другу, мы почувствовали не только, что они не являются видами в каком-либо строгом смысле, но и что различия, которые они представляют, нельзя рассматривать как ступени в направлении видового различия. Полная фертильность результатов скрещивания является и, я думаю, должна справедливо рассматриваться как несовместимая с фактическими видовыми различиями; и о вариациях, приводящих к этому результату, пока не найдено четких указаний. В качестве примера возможных исключений, возможно, следует упомянуть случай с гигантской формой *Primula sinensis*, исследованный Киблом.^[3] Он произошел от "Звездчатой" примулы нормального размера, и хотя она способна к оплодотворению собственной пылью, все попытки оплодотворить ее пылью других форм потерпели неудачу. Мисс Пеллью, которая проводила эти подкормки, рассказала мне, что были проведены очень обширные испытания, которые повторялись через несколько сезонов. В конечном итоге из него были выведены два

растения, оплодотворенных растением того сорта, от которого оно произошло, и они оказались стерильными. В свете современного опыта значимость таких единичных случаев сомнительна.

Все штаммы, известные как "Гиганты", как всегда находили господ. Саттон, более или менее стерильны, и их стерильность, по-видимому, обусловлена каким-то негативным дефектом.

В отношении плодovitости видов *Primula* существует несколько парадоксов. Например, длиннолистные сорта, за исключением гигантов, способны к размножению собственной пылью, и в течение многих лет коротколистные растения не использовались в большинстве сортов. Аурикулы и полиантусы, напротив, обычно, если не всегда, разводятся из низкорослых растений, поскольку цветоводы решили, что длиннолистные недопустимы. Г-н Р. П. Грегори говорит мне, что, хотя большинство штаммов *P. sinensis* дают достаточно семян, когда используются только длиннолистные растения, он, тем не менее, обнаруживает, что при "законном" соединении количество семян обычно значительно увеличивается, как и наблюдал Дарвин. Утверждение Дарвина о том, что растения "незаконного" происхождения менее плодovиты, чем "законно" выращенные растения, также в целом подтверждается его опытом. Из этого правила были некоторые заметные исключения в штаммах, полученных от растений с *длинными* формами, которые, хотя и были незаконнорожденными, демонстрировали высокую степень фертильности, но незаконные союзы между растениями с *короткими* формами всегда давали сравнительно стерильное потомство. У меня нет записей о поведении ушных раковин и полиантусов. Было бы интересно узнать, появились ли среди них чистые штаммы короткостебельных растений (доминанты), и если да, то как это влияет на их фертильность. Безгораздо более важных данных, я полагаю, никто в наши дни не был бы склонен следовать Дарвину в проведении сравнения стерильности гибридов и стерильности незаконно выведенных растений гетеростильных видов.[4] Даже трудно представить какое-либо существенное сходство между этими двумя явлениями, и никогда не было представлено доказательств того, что незаконно выращенные растения имеют плохие пыльцевые зерна, что является обычным симптомом стерильности гибридных растений и следствием, как мы полагаем, нарушения какого-либо существенного деления в процессе созревания.

Трудность, заключающаяся в том, что у нас нет знаний о современном происхождении форм от общего запаса, которые при скрещивании дают стерильный продукт, является одним из возражений, постоянно и отчетливо выдвигаемых со времени первого распространения эволюционных идей. В свете недавней работы это возражение набрало силу. Почему, если мы способны создавать примеры вариации, имитирующей видовое различие почти во всех других отношениях, мы никогда не находим оригинального проявления этой наиболее широко распространенной из всех специфических характеристик? Несомненно, все селекционеры знают, что стерильные животные и растения иногда появляются в их культурах, но скорее всего, стерильность в этих единичных случаях следует рассматривать как результат дефекта, чем считать ее сравнимой со стерильностью гибридов. Ибо их стерильность должна, по всей аналогии с результатами, замеченными в других местах, быть объяснена не отсутствием чего-либо, а присутствием и действием дополнительных факторов, ведущих к ингибированию деления; и в соответствии с этой интерпретацией мы обнаруживаем, что, когда от частично стерильного гибрида удастся получить сравнительно фертильное потомство, их сравнительная фертильность сохраняется в потомстве в целом, если не всегда, без уменьшения. Различие между этими несколькими видами стерильности, конечно, не было понято во времена Дарвина. Сравнение, например, которое он провел[5] между стерильностью "контрабесцентных"

пыльников и стерильностью гибридов больше не имеет силы, поскольку, по крайней мере, в тех случаях, когда природа контрабесцентных пыльников была генетически исследована (душистый горошек, *Тропеолум*), оказалось, что они являются простым рецессивным признаком. Точно так же мы не можем сейчас легко предположить, что попытка Дарвина предположить сходство между стерильностью, вызванной неестественными условиями, и бесплодием гибридов имеет какое-либо физиологическое обоснование.

Рассматривая способность производить стерильный или частично стерильный гибрид как своеобразное различие, отличное от тех, которые мы наблюдаем среди наших разновидностей, я осознал, что подчеркиваю впечатление, которое впоследствии может оказаться ложным. Различие, тем не менее, настолько поразительно и постоянно находится перед глазами селекционера-практика, что он едва ли может избежать вывода о том, что, когда он встречает значительную степень стерильности у помеси, он имеет дело с чем-то, принадлежащим к особой категории, а не просто с сортовым признаком исключительного вида.

Помимо стерильности гибридов, часто обращались к феномену несовместимости на нескольких стадиях развития в качестве отличительных признаков видов. Никто не сомневается, что несовместимость может быть вызвана множеством причин самой разной степени важности, но, хотя иногда ее называют крайним случаем межвидовой стерильности, на самом деле это совсем другое дело. В отношении одной фазы этой несовместимости, связанной с самостерильностью, был достигнут определенный прогресс, и мы не совсем лишены экспериментальных доказательств того, что она находится в пределах современных вариаций.

Учитывая основные положения менделевского учения об игровой дифференциации и классификации особей в смешанной популяции, казалось весьма вероятным, что то, что мы называем самостерильностью, должно означать, что вид действительно состоял из *классов*, некоторые из которых способны к скрещиванию с другими, в то время как другие - нет. Согласно полученному отчету, каждая особь, хотя и неспособная к самооплодотворению, должна была быть способна как к оплодотворению, так и быть оплодотворенной любой другой особью. Это представление всегда казалось мне самоочевидным абсурдом, поскольку оно подразумевало бы, что категорий может быть столько же, сколько индивидов. Однако такие эксперименты, которые я проводил, безусловно, давали результаты, согласующиеся с этим убеждением. Сначала я попробовала цинерарии, которые обычно самостерильны, но не нашла несовместимых пар растений. То ли меня ввели в заблуждение последствия апогамии, то ли пыльца определенных растений может принадлежать более чем к одному классу, я не знаю. Результаты были по-разному перепутаны. Обычно самоопыляемые растения практически не завязываются, а при перекрестном удобрении они завязываются полностью с такой равномерностью, что несколько неудач могут быть правдоподобно объяснены ошибками в манипуляциях или другими посторонними причинами. Позже де Фриз объявил[6] (не вдаваясь в подробности), что он доказал существование таких классов у *Linaria vulgaris*; но, проводя эксперименты с этим видом, я снова не получил положительных результатов и пришел к выводу, что, несмотря на присущую им невероятность, общепринятое мнение должно быть по существу истинным. Наконец, однако, работа Корренса, недавно опубликованная,[7] определенно показывает, что у одного вида, *Cardamine pratensis*, классы особей существуют так, что особи одного и того же класса неспособны оплодотворять себя или друг друга, но оплодотворение, производимое между классами, обычно полностью эффективно. Было обнаружено много

осложнений, и зафиксированы некоторые противоречивые свидетельства, но в целом результаты были положительными и несомненными.

Мы пока слишком мало знаем об этом феномене, чтобы быть в состоянии понять его значение, но я полагаю, мы можем с некоторой уверенностью ожидать, что это будет проявлением различия между мужскими и женскими гаметам одной и той же особи, сравнимого с тем, которое впервые было замечено у подвоев (*Matthiola*), которые рожают двойняшек, — положение вещей, по всей вероятности, широко распространенное среди гермафродитных организмов. Следует ли связывать несовместимость между видами с несовместимостью самостерилизующихся, также нельзя утверждать с уверенностью, хотя, по-видимому, не лишено оснований ожидать, что такая связь будет обнаружена.

Случай с яблоком и грушей является впечатляющей иллюстрацией такой возможности. Эти два вида, конечно, чрезвычайно похожи во всех внешних отношениях, но, тем не менее, пыльца каждого из них совершенно не влияет на пыльцу другого. Предположительно, мы должны интерпретировать этот факт как означающий не столько то, что яблоко и груша на самом деле находятся очень далеко друг от друга, сколько то, что либо в каждом из них отсутствует один из двух взаимодополняющих элементов, либо что каждый обладает фактором, оказывающим тормозящее действие. Их несовместимость вполне может быть той же природы, что и у сортов *Cardamine pratensis*.

Возвращаясь теперь к проблеме межвидовой стерильности; мы отмечаем, как я уже говорил, отсутствие современных доказательств того, что вариация может наделить разновидность способностью образовывать стерильный гибрид с родительским видом. Соображения, основанные на этом недостатке доказательств, уже давно знакомы всем, кто обсуждал эволюционные теории, и стоит обратить внимание на точную причину, по которой трудность поражает нас сейчас с новой и особенной силой. В доменделевские времена было известно только то, что некоторые формы могли свободно скрещиваться без снижения плодовитости продукта, в то время как другие - нет. Но теперь мы обнаруживаем, что в силу сегрегации от одной и той же пары родителей или даже, в случае гермафродитов, от одной и той же особи обычно возникает потомство, демонстрирующее между собой именно такие различия, которые отличают виды - и очень хорошие виды тоже. Мы видим, как это происходит снова и снова. Но к формам, способным возникать как собратья в одном семействе, название "вид" никогда не предназначалось для применения, и если мы собираемся использовать этот термин применительно к братским группам, мы должны определенно признать, что под "видовым" различием следует понимать просторазличие, без каких-либо непосредственных или даже скрытых физиологических ограничений. Естественно, поэтому мы начинаем думать о появлении стерильности при скрещивании как о чем-то особом и как о проявлении, которое совершенно особым образом отличает определенные виды союзов.

Я прекрасно осознаю, что существуют градации в стерильности гибридов, как и в любой другой характеристике, на основе которой было предложено основывать конкретные определения; но, как это часто бывает в вопросе определения промежуточных категорий, трудности на практике не часто бывают такими, чтобы приводить к фактической двусмысленности. Я говорю, конечно, о тех примерах, которые поддаются генетическому эксперименту. Что касается остального, то здесь царит полная и постоянная неопределенность. Но опыт практического селекционера, я

думаю, в целом подтверждает утверждение, за которое систематики так упорно цеплялись под всеми нападка ми философов-эволюционистов, что, хотя мы не можем строго определить виды, они все же обладают свойствами, которых нет у разновидностей, и что различие заключается не только в степени.

Первым шагом является выяснение природы факторов, которые своим дополнительным действием подавляют критические деления и, таким образом, вызывают стерильность гибрида. Выраженная таким образом, мы видим проблему межвидовой стерильности на своем месте; и вопрос, почему мы сейчас не находим современных примеров разновидностей, недавно возникших в процессе доместикации, которые при обратном скрещивании со своими родителями или со своими кодифференцирующими могут давать стерильные продукты, воспринимается лишь как частный случай проблемы, которая в своей более общей форме представляет собой проблему происхождения новых и дополнительных факторов.

В поисках необходимых доказательств всесторонний поиск не проводился, но, возможно, они все же будут найдены. Все, что мы можем сказать в настоящее время, это то, что частота как гибридной стерильности, так и несовместимости также весьма непостоянна; и при условии, что две формы имеют такие общие черты, что о скрещивании между ними не кажется совсем уж невозможным, никто не может предсказать без эксперимента, возможно ли такое скрещивание, и если возможно, будет ли продукт фертильным или более или менее полностью стерильным. Например, хотя, вероятно, все британские и некоторые иностранные вьюрки (*Fringillidae*) были скрещены вместе, и некоторые из этих скрещиваний, как, например, различные канарейки-мулы, были получены тысячами, я полагаю, что невозможно получить достаточно четкий пример фертильного гибрида. Многие виды *Anatidae* легко скрещиваются и дают фертильные гибриды; другие дают результаты, равномерно стерильные. Хотя большинство лошадиных можно скрещивать, а некоторые гибриды являются одними из самых распространенных домашних животных, точных сведений о плодовитом муле нет. Среди псовых собаки, волки и шакалы дают плодовитых гибридов, но нет четко подтвержденного случая скрещивания какой-либо из этих форм с европейской лисой. Несмотря на их близкое анатомическое сходство, сомнительно, что кролик и заяц когда-либо скрещивались. Многие дикие виды *Bos* были скрещены друг с другом и со многими одомашненными расами, но, насколько я понимаю, ни одно скрещивание с индийским буйволом (*Bos bubalus*) еще не привело к успеху даже в производстве живого теленка.[8] В роде *Primula* известно много гибридов, и некоторые из них встречаются в природе, но до сих пор не было получено определенного гибрида между *P. sinensis* и какими-либо другими видами, несмотря на неоднократные попытки.

У *Nicotiana* многие — несомненно, все — различные формы *N. tabacum* могут быть скрещены вместе без снижения фертильности, хотя некоторые из них очень различны по внешнему виду, но скрещивания между *tabacum* и *sylvestris* очень стерильны (по моему опыту, полностью стерильны[9]), хотя различия различия между ними, по внешнему наблюдению, далеко не так велики, как те, которые можно обнаружить между различными расами *Primula sinensis*.

Недавно Ф. Розеном было опубликовано несколько замечательных экспериментов, тесно связанных с этими вопросами.[10] Они касаются форм *Erophila (Draba) verna*, прославленных в истории эволюционной теории как растения, специально выбранные Алексисом Джорданом для изложения своих взглядов на эти темы.

"Вид" содержит множество форм, отличающихся по многим структурным признакам, таким как размер и форма листьев, цветов, плодов и т.д. Многие из этих форм растут в ассоциации. Джордан экспериментально обнаружил, что каждый из них, в количестве примерно двухсот, размножался верно, и что, следовательно, общепринятое предположение о том, что полиморфизм такого рода должен означать большую современную изменчивость, фактически не имело под собой оснований. До сих пор действительно имеются свидетельства в пользу веры в то, что такие формы каким-либо образом являются переходными или неопределенными, что, как хорошо известно, Джордан использовал это со всем правдоподобием для поддержки доктрины о постоянстве видов. К определенным аспектам работы Джордана мы вернемся позже в этой главе, но в данной связи этот вопрос представляет особый интерес по той причине, что Розен недавно экспериментально обнаружил, что некоторые из этих предположительно очень близкородственных форм при скрещивании дают гибриды, более или менее стерильные. В случае потомства только одной пары форм (*E. cochleata* и *stricta*) фертильность не снижалась, а различные степени стерильности, обнаруженные при других скрещиваниях, варьировались вплоть до крайней бесплодности гибридов между *E. stricta* × *elata*. От этого скрещивания было выведено десять растений. Из них были выбраны четыре самых сильных для размножения, но два из четырех оказались полностью стерильными; у одного были только плохие семена; а от четвертого был выращен единственный саженец, который, в свою очередь, оказался стерильным. Из менее стерильных гибридов были выведены семейства F₂, при обычном опыте, что в этом и последующих поколениях стерильность среди выведенных форм уменьшилась, таким образом, от исходного скрещивания были получены новые типы истинного размножения с полной фертильностью.[11]

Достижение стерильности в результате скрещивания растений, столь близко приближающихся друг к другу, как это происходит с этими "видами" *Erophila*, не на шутку интересно, и этот факт хорошо иллюстрирует тщетность различных попыток сформулировать общие выражения относительно конкретных свойств или поведения. Комментируя свои результаты, Розен утверждает, что полиморфную группу, обычно называемую систематиками *Erophila (Draba) verna*, теперь можно рассматривать как возникшую путем скрещивания, как и его собственные виды, упомянутые выше. Однако на вопрос, *какие* виды были первоначальными прародителями этой группы, невозможно ответить. Розен считает, что ни одна из известных ему форм не удовлетворяет требованиям, и что следует предположить, что она или они были утеряны. Этот вывод напоминает аналогичную проблему, поднятую мутантами-энотерами из группы *Oenothera* (глава ii). V); и как бы ни было неудовлетворительно прибегать к таким гипотезам, мы должны помнить о возможности того, что в результате гибридизации, последующей сегрегации и рекомбинации факторов виды могли, таким образом, фактически, как мы могли бы сказать, взорваться и не оставить ничего, кроме полиморфной группы различных типов, которые будут представлять их в потомстве. Если такой подход к феномену верен, бесплодие, наблюдаемое сейчас при повторном скрещивании некоторых членов группы, становится аналогичным той "реверсии или скрещиванию", которое, как мы теперь так хорошо понимаем, является следствием рекомбинации признаков, разделенных в какой-то предыдущей точке истории происхождения. В частичной стерильности современного гибрида мы видим повторное проявление этого признака, сформированного сейчас так, как это было при первоначальном скрещивании, в результате взаимодействия взаимодействующих факторов.

Другой случай, который можно упомянуть в этой связи, связан со скрещиванием различных видов кулинарного гороха (*Pisum sativum*) и особой формы, обнаруженной мистером Артуром

Саттоном, произрастающим якобы в диком виде в Палестине. Этот палестинский горошек низкорослый, редко достигает 18 дюймов. По общему виду он похож на маленький и плохо выращенный полевой горошек. Стебли тонкие и довольно твердые. Наиболее очевидными отличиями этого сорта от других полевых горошин являются заметная зазубренность прилистников и развитие сердцевины в стручках. Такая сердцевина часто присутствует в стручках гороха в большей или меньшей степени, но в Палестине она настолько сильно развита, что почти образует ломентум. Довольно любопытно, что, хотя цветки у него такие же фиолетовые, как у обычного полевого горошка, в пазухах нет цветных пятен. С другой стороны, от пазух вверх по стеблям идут цветные полосы. Хотя это растение так мало отличается от одомашненного гороха, все скрещивания с ним либо провалились, либо дали гибриды, полностью или почти полностью стерильные. Таков был опыт мистера Саттона, и, повторив эксперименты с материалом, любезно предоставленным им, я пришел к тому же результату.^[12]

В большой серии скрещиваний некоторые семена погибли или дали начало слабым растениям. Из выживших растений лишь немногие дали семена. Однако семена, полученные от растений F_1 , росли достаточно хорошо, а растения F_2 оказались, как это часто бывает в таких случаях, плодовитыми. В них, действительно, не было заметно никаких признаков стерильности. Эксперимент повторяется различными способами, поскольку генетическое поведение гороха сравнительно хорошо известно, и объект является исключительно благоприятным для этих исследований.

Такой пример показывает путаницу, возникающую в тот момент, когда мы пытаемся согласовать концепции специфических различий с результатами, полученными экспериментальными методами. Обычно горох полевой (*P. arvense*) рассматривался как вид, отличный от гороха пищевого (*P. sativum*). Де Кандоль и другие считают, что полевой горох произошел от вида, дикорастущего в Италии, но происхождение съедобного горошка считается неизвестным. В результате селекционных экспериментов мы не обнаружили никакой стерильности ни в скрещиваниях между различными видами *arvense* и *sativum*, ни в скрещиваниях между ними и несколькими другими специфическими видами из разных стран; тогда как этот палестинский горох, который отличается от небольшого *arvense* только теми признаками, которые можно было бы счесть тривиальными,^[13] либо вообще не поддается скрещиванию, либо дает стерильный продукт, какой бы тип ни был выбран другим родителем.

Примеры такого рода имеют, по крайней мере, то достоинство, что они приводят к более точному разграничению проблемы. Мы сталкиваемся с двумя различными альтернативами.

1. Мы можем беспорядочно применять термин "Виды" ко всем различным формам. Если мы сделаем это, то должны четко понимать, что мы не можем даже исключить несколько комбинаций "присутствия и отсутствий", представленных различными видами, будь то дикие или одомашненные. Ибо мы можем быть совершенно уверены, что, по крайней мере, все виды *arvense* и *sativum*, которые еще подвергались экспериментальным испытаниям, находятся в этом отношении на точно таком же уровне. Между ними нет различия, логического или физиологического, которое можно было бы провести. Некоторые содержат больше факторов, а другие - меньше. В некоторых случаях повторные комбинации были вызваны естественными вариациями или скрещиванием, в то время как те же последствия в других были результатом вмешательства человека.

2. Мы можем следовать условностям систематиков и выделить выдающиеся или бросающиеся в глаза формы, такие как *arvense*, *quadratum*, *sativum* и, возможно, еще несколько как виды, и оставить остальное без внимания. Если следовать этому курсу, то он должен быть четко понят и разрешен как образец чистого прагматизма, намеренно принятый для удобства составителей каталогов и коллекционеров, без учета какого-либо естественного факта или системы вообще.

Но, следуя либо тому, либо другому плану, мы все равно будем ожидать ответа, который может дать только генетический эксперимент, на вопрос, есть ли среди различных типов такие, которые отличаются от остальных особым образом: наличием ли групп признаков, связанных вместе в особенно прочных комбинациях, или наличием ингредиентов, вызывающих большее или меньшее нарушение процессов клеточного деления, и особенно процессов созревания гамет, когда они объединяются путем оплодотворения комплементарными ингредиентами.

Прежде чем могут быть сформированы какие-либо, кроме самых смутных, представления о природе и значении межвидовой стерильности, необходимо проделать огромный объем детальной работы. Стерильность в результате скрещивания, а также та, которая, как утверждается, иногда возникает вследствие изменившихся условий, в лучшем случае является отрицательной характеристикой, и при изучении признаков такого рода существует бесконечное количество возможностей для ошибок и неправильного толкования. Я полагаю, что сейчас никто не испытывал бы большого доверия к большинству данных, которые время от времени оживляются для целей подобных обсуждений. Даже лучшие коллекции свидетельств, такие как те, что были приведены Дарвином в "*Формах цветов*", не могут рассматриваться как критические, если судить по современным стандартам. Ничто, кроме самого близкого знакомства с обычным поведением индивидуумов и штаммов, находящихся под постоянным наблюдением в течение нескольких лет, не позволило бы экспериментатору сформировать надежные суждения относительно ценности, которую следует придавать наблюдениям этого класса.

Следует, однако, признать, что ничто в недавних работах существенно не уменьшает удивления, которое всегда вызывало отсутствие стерильности при скрещивании между совместными производными. Мы должны ожидать, что такие группы форм будут вести себя подобно типам *Erophila* и часто давать стерильные продукты при скрещивании. Каким бы ни было объяснение, факт остается фактом: такие доказательства практически полностью отсутствуют. Несмотря на все, что мы знаем об изменчивости, до сих пор не наблюдалось спонтанного возникновения чего-либо, легко сравнимого со способностью производить стерильный гибрид при скрещивании с ближайшим союзником, хотя эта характеристика специфичности является одной из наиболее широко распространенных в природе. Возможно, пробел в наших доказательствах вызван просто недостатком внимания к этому особому аспекту генетических исследований, и в целом это наиболее приемлемая точка зрения, которую можно предложить. Но поскольку натуралисты все больше склоняются к мысли, что одомашненные животные и растения полифилетичны по происхождению - то есть являются потомками нескольких диких форм, — трудность становится пропорционально больше, чем раньше, когда спонтанно возникающие вариации рассматривались как достаточное объяснение их разнообразия.

Заключительные замечания.

Множество сходящихся линий свидетельств настолько ясно указывают на центральный факт происхождения форм жизни в результате эволюционного процесса, что мы вынуждены принять этот вывод, но что касается почти всех существенных характеристик, будь то причины или способы, благодаря которым специфическое разнообразие стало тем, чем мы его воспринимаем, мы должны признать свое почти полное невежество. Трансформация масс населения незаметными шагами, направляемыми отбором, как большинство из нас теперь видит, настолько неприменима к фактам, будь то вариативность или специфичность, что мы можем только поражаться как недостатку проницательности, демонстрируемому сторонниками такого предположения, так и судебно-медицинскому мастерству, благодаря которому оно казалось приемлемым даже на какое-то время.

Вместо этой доктрины мы можем предложить мало позитивного учения. У нас есть прямое представление о том, что новые формы жизни могут возникать спорадически и что они отличаются от своих прародителей вполне достаточно, чтобы сойти за виды. Более того, благодаря успеху и сохранению таких спорадически возникающих форм нет никаких разумных сомнений в том, что фактически возникли бесчисленные штаммы, будь то изолированно или в сообществе со своими дериватами, которые теперь входят в списки систематиков как виды. Для превосходного описания типичных иллюстраций я бы отсылал читателя к книге, недавно опубликованной Р. Э. Ллойдом[14] о популяции крыс в Индии. Зарегистрированные там наблюдения типичны для положения вещей, раскрываемого всякий раз, когда тщательно исследуются вариации большого числа особей, будь то при одомашнивании или в естественных условиях.

Руководствуясь такими подсказками, мы можем хорошо разобраться в проблеме. Мы видим происхождение цветных видов в изобилии. Тогда, однако, возникает сомнение в том, что, хотя эти новые формы являются такими же хорошими видами, как многие, которые принимаются как таковые даже осторожными систематиками, возможно, не существует более строгого физиологического смысла, в котором можно последовательно использовать термин "виды", который исключал бы всю массу этих *хособых примет*.

Если далее мы обнаружим, что мы, за некоторыми несколько сомнительными исключениями, никогда не видели современного происхождения доминирующего фактора или межрасового бесплодия между несомненными сопутствующими производными, то не нужно развивать аргументацию, чтобы показать, что корень вопроса не был достигнут.

Изучение взаимоотношений бесспорно различных, почти родственных видов, таких как два обычных вида *лихнисов*, приводит к тому же тревожному выводу, и лучшее предположение, которое мы можем сделать относительно их происхождения, заключается в том, что *предположительно* они могли возникнуть как две повторные комбинации факторов, сведенных воедино скрещиванием родительских видов, один или оба из которых, как следует предполагать, были утрачены.

Вряд ли нужно говорить, что все это является неудовлетворительным выводом. У тех, кто постоянно занимается систематикой, это вполне может привести в отчаяние. Лучший курс для них - раз и навсегда признать, что независимо от того, может ли впоследствии оказаться, что конкретное различие имеет какое-либо реальное физиологическое значение, систематик с

имеющимися в его распоряжении средствами не может сформировать ценностное суждение в любом конкретном случае. Их бизнес - это чисто каталогизаторский, и дальше этого они идти не могут. Они лучше всего послужат науке, свободно давая названия и описывая все, на что, возможно, захотят сослаться их преемники, и вообще подразделяя свой материал на столько видов, сколько они смогут побудить опубликовать любое ответственное общество или журнал. Между Джорданом с его 200 с лишним видами *Erophilai* Гренье и Годроном с одним, колебания невозможны. Точка зрения Джордана, как он снова и снова яростно заявляет, - это, по крайней мере, взгляд на естественные факты, тогда как коллективный вид - это простая абстракция, действительно удобная для библиотечарей и новичков, но коварно искажающая естественную истину, возможно, в большей степени, чем любая другая, являющаяся источником правдоподобных заблуждений относительно эволюции, которые так долго препятствовали прогрессу.

Тем не менее, хотя мы были вынуждены отступить от спекулятивной позиции, до которой опрометчиво продвинулось научное мнение, перспектива постоянного прогресса значительно лучше, чем была. С развитием генетических исследований наконец сформировались четкие представления о том, какого рода знания требуются и о методах, с помощью которых они должны быть получены. Если мы больше не видим, как разновидности порождают виды, мы можем быть уверены, что тщательное изучение генетической физиологии разновидностей и видов является необходимым началом любого критического восприятия их взаимосвязей. Прошло немногим более столетия с тех пор, как не было проведено достоверного различия между механической смесью и химическим сочетанием, и в отношении форм жизни мы вполне можем оказаться в чем-то подобном замешательстве.

Пока что генетическое поведение животных и растений изучено лишь выборочно. Когда работа будет проделана в масштабе настолько большом, что позволит сделать обобщения, мы, возможно, будем в состоянии заявить, является ли специфическое различие физиологической реальностью или нет.

Примечания переписчика:

Иллюстрации были перемещены таким образом, чтобы они не разделяли абзацы и располагались рядом с текстом, который они иллюстрируют.

Пунктуационные ошибки и непоследовательная расстановка переносов не исправлялись, если не указано иное.

СНОСКИ:

СНОСКИ: ГЛАВА I.

[1] В "*Принципах наследственности*" Менделя (Издательство Кембриджского университета, 1909) я затронул эту тему, изложив основные факты, открытые до начала 1909 года.

[2] Опера Маттиоли, изд. 1598, стр. 8, первоначально опубликована в 1565 году.

[3] Примеры Рэя относятся к Kales, и в большинстве этих примеров мы можем видеть, что о мутации или трансмутации вообще не было и речи, но что это произошло либо из-за ошибки, либо из-за перекрестного оплодотворения. Шаррок, на которого ссылается Рэй, был склонен дискредитировать истории о трансмутации, но у него также есть этот отрывок (*История распространения и улучшения овощей путем сочетания искусства и природы*, Оксфорд, 1660, стр. 29):

"Действительно, возник серьезный вопрос о том, возможна ли трансмутация вида в растительном, Животном или Минеральном царстве. Что касается возможности этого в овощах; я слышал, как *мистер Бобарт* и его *сын* часто сообщали об этом и готовы были поклясться, что крокусы и гладиолусы, а также левкой и гиацинты, долгое время стоявшие без пересадки, в его саду изменились с одного вида на другой; и для удовлетворения любопытства в присутствии *мистера Бойла* я отобрал несколько луковиц с теми самыми многочисленными корнями, с которыми было произведено сравнение, хотя изменение было доведено до совершенства ранее, когда мы говорили о том, что крокусы и гладиолусы, а также левкой и гиацинты, долгое время стоявшие без пересадки, изменились с одного вида на другой. видел разные луковицы, растущие как бы на одном и том же черенке, близко друг к другу, но ни одной луковицы наполовину одного сорта, а наполовину другого: Но время перемен прошло, и это стало причиной, по которой мы должны верить отзывам хороших художников в вопросах их собственного мастерства".

Роберт Шаррок был стипендиатом Нью-колледжа в Оксфорде. Оба Бобарта были профессиональными ботаниками, отец был автором Каталога растений в Hortus Medicus в Оксфорде, а сын впоследствии был куратором Оксфордского сада.

[4] *Mét. Ac. roy. наука.* за 1719 год (1721), стр. 59.

[5] *Амоен. Асад.*, 1789, т. 6. Я не знаю, привлекалось ли внимание к любопытной ошибке, которую Линней допускает в ходе этого рассуждения. Он приводит различия между Мулом и Кроликом в качестве иллюстрации своего тезиса, указывая, что Мул внешне больше похож на лошадь, а Кролик - на осла. Это, по его словам, происходит потому, что у Мула отцом является лошадь, а у Крохи - осел, таким образом переворачивая реальные факты!

[6] *Проц. Вашингтон, округ Колумбия. Наука.*, 1909, XI, стр. 17-26.

[7] Дж. У. Татт, в *Энциклопедии*, 1909, XXI, стр. 185.

[8] E. Lehmann (*Bull. л'Херб. Буассье*, серия 2, VIII, 1908, стр. 229) опубликовал замечательную статью о взаимоотношениях этих видов и провел культурные эксперименты, которые, вероятно, во многом прояснят природу их видового отличия. Что касается существования промежуточных форм, то он приходит к выводу, что так можно рассматривать только две. Первый был описан Кунце по образцам, найденным в цветочном горшке на борту Каспийского парохода, по которым Леманн предлагает новое видовое название *Siaretensis*. Этим занимаются *polita* и

filiformis, близкий союзник *Tournefortii*. Другой, сочетающий в себе некоторые черты *политики* и *турнира*, был найден в провинции Астерабад.

[9], например, в кембриджшире, веспертина распространена, но дневная веспертина, но она отсутствует. Связано ли это отсутствие с общим присутствием мела, я не могу сказать. При искусственном введении *диурна* укореняется, по крайней мере на какое-то время, без каких-либо видимых трудностей и время от времени перебирается из сада на соседнюю обочину дороги.

[10] Предположительно, однако, это может быть отдельная комбинация. Подробнее об этом растении читайте в Boissier, *Voy. Bom. Midi de l'Espagne*, 1839, II, 722.

[11] Обсуждение этого вопроса со ссылками на литературу дается Рольфом в превосходной статье "Гибридизация, рассматриваемая с точки зрения систематической ботаники" (*Журнал R. Hort. Soc.*, XXIV, 1900, стр. 197). Он заключает: "Простой факт заключается в том, что два растения (*L. diurna* и *vespertina*) полностью различаются во многих деталях и влияют на такие разные среды обитания, что в некоторых местностях то или иное из них совершенно отсутствует. Но когда их станции соседствуют, они очень легко гибридизуются друг с другом, и именно здесь возникают эти промежуточные формы, которые так озадачили ботаников". Эта же статья содержит ценную информацию, касающуюся нескольких родственных иллюстраций.

[12] Только в двух случаях я видел такие растения (оба женские) полностью стерильными.

[13] Как хорошо известно, в еще более печально известном примере он предложил объединить *Primula vulgaris*, *P. elatior* и *P. acaulis*, аналогичным образом полагаясь на существование "промежуточных звеньев", которые, как мы теперь хорошо знаем, являются помесью между видами.

[14] Для описания различий между *Vespa vulgaris* и *germanica* см. Ч. Жанет, "Этюды о Фурми", "Герои и абейли", 11^e, Примечание. Sur *Vespa germanica* et *V. vulgaris*. Limoges (Ducourtieux), 1895; and R. du Buysson, *Monographie des Guêpes*, *Ann. Soc. Ent. Франция*, 1903, T. LXXII, p. 603, Pl. VIII.

[15] Приведенные выше утверждения по большей части взяты у Барретта, К. Г., *Чешуекрылые Британских островов*, и у Татта, Дж. У., *Британские ночные птицы и их разновидности*. Читатель, который не знаком с удивительным полиморфизмом, проявляемым некоторыми из этих мотыльков, должен, по возможности, воспользоваться возможностью просмотреть длинные серии в коллекции или, если это невозможно, обратиться к замечательным цветным пластинкам, опубликованным Barrett. Возможно, будет нелишним отметить, что множество подобных примеров известно и в других странах. Например, *Plotheia frontalis*, ночной вид, который часто встречается на Цейлоне, демонстрирует столь же ошеломляющее богатство форм. Если бы дюжину экземпляров такого вида привезли домой из какой-нибудь малоизвестной страны, каждая особь почти наверняка была бы описана как тип отдельного вида. (См. Цветную табличку, опубликованную сэром Г. Хэмпсоном, Кат. Брит. Муз., *Heterocera*, Том IX.)

[16] *Диктант птиц*, стр. 800. Было бы интересно и выгодно попытаться на длинном ряду сортов определить менделевские факторы, которые своими комбинациями дают начало этому сложному набору сортовых форм. Можно сразу выделить несколько таких факторов, как цвет,

так и рисунок, и заметно, что некоторые из полученных в результате типов полос, блесков и рисунка карандашом демонстрируют заметное соответствие с некоторыми типами окраски, встречающимися у пород домашней птицы.

[17] Говард Сондерс (илл. *Manual of British Birds*, 1899, стр. 499) утверждает, что есть свидетельства того, что фазан натурализовался на юге Англии до вторжения норманнов. Он добавляет: "незначительные, если вообще какие-либо, отклонения от типичного вида *P. colchicus* имели место вплоть до конца прошлого века, когда началось интродукция китайского *P. torquatus* с кольцеобразной шеей, оставившего почти неизгладимые следы, особенно в том, что касается характерного белого воротничка".

СНОСКИ: ГЛАВА II.

[1] Говоря это, мы не делаем никаких предположений относительно конкретного клеточного деления, при котором происходит дифференцировка. Возможно, это один из этапов созревания, а возможно, и гораздо более ранний.

[2] Недавние открытия Эрвина Баура привели нас к предположению, что у цветковых растений субэпидермальный слой или некоторые из его элементов можно законно рассматривать как аналогичную зародышевую субстанцию, непрерывную в смысле Вейсмана.

[3] Эти разнояйцевые близнецы, которые не проявляют особого сходства друг с другом, подобны многоплодным родам других животных, и у них нет предрасположенности быть одного пола. У овец, например, статистика показывает, что частота пар близнецов, самца и самки, примерно вдвое превышает частоту пар, в которых оба самца или обе самки, как и должно быть, если бы распределение по полу было случайным. Например, Бернаден ("*Бержери де Рамбуйе*", 1890, стр. 100) приводит следующие цифры для ягнят-близнецов у мериносовых пород: обоих самцов - 87; обеих самок - 83; смешанных полов - 187. Десятиполосный броненосец (*Dasypus novemcinctus*), у которого детеныши, рожденные в одном помете, как говорят, всегда одного пола, является единственным известным исключением из числа позвоночных и, по-видимому, является подлинным случаем нормальной полиэмбрионии (см., в частности, Rosner, *Bull. Ac. Soc. Cracovie*, 1901, стр. 443, и Ньюман и Паттерсон, *Биология. Bull.*, XVII, 1909, стр. 181), и важная статья, недавно опубликованная Х. Х. Ньюманом и Дж. Т. Паттерсоном, *Журнал. Морф.*, 1911, XXII, с. 855.

[4] Хорошая подборка доказательств относительно заболеваний у гомологичных близнецов была недавно опубликована Э. А. Кокейн, британцем. *Jour. Ребенок. Болезни*, ноябрь 1911 г.

[5] Ср. Уиндл, Британская Колумбия, *журнал. Анал. Физика.*, XXVI, стр. 295.

[6] Мистер Э. Неттлшип сообщает мне, что в ходе сбора родословных семей, содержащих дальтонов, он обнаружил два случая (которые вскоре будут опубликованы) появления пар близнецов, которые из-за их очень близкого сходства должны считаться гомологичными, причем один из каждой пары дальтоник, а другой нормальный. Такое различие между очень похожими близнецами весьма любопытно и неожиданно.

[7] Другое парадоксальное явление той же природы наблюдается у нарвала: у самцов обычно развит только *левый* бивень, соответствующий правый бивень остается в виде неразвитого зачатка в гнезде. Левый бивень - это винт для левой руки. Иногда правый бивень также развивается и вырастает до той же длины, что и левая сторона, но у таких экземпляров правый бивень также является левосторонним винтом, как и бивень другой стороны, вместо того, чтобы быть перевернутым, как мы, безусловно, должны были ожидать. Едва ли нужно упоминать, что в случае с рогами антилоп и в других примерах спиральных органов, расположенных парами, рога одной стороны тела являются зеркальным отражением рогов другой стороны. Таким образом, бивни нарвала, изогнутые в одном направлении, в высшей степени аномальны и сравнимы с парами близнецов.

[8] Уайлдер, Х. Х., *амер. Jour. Anat.*, 1904, III, с. 452.

[9] Полидактилизм, который часто является доминантным, и рецессивное строение перепонки у голубей следует учитывать как возможные исключения (см. стр. 49).

[10] Дэвенпорт поначалу был склонен рассматривать бесформенность как рецессивный признак, но в своей последней публикации на эту тему он определенно приходит к выводу, что это несовершенная доминанта. Этот вывод хорошо согласуется с доказательствами, приведенными Дарвином (*An. u Plts.*, II, изд. 2, стр. 4), о том, что бесхвостые птицы могут давать хвостатое потомство. (*Амер. Нац.*, 1910, XLIV, стр. 134.)

[11] Спиллман, У. Дж., *амер. Журнал селекционеров.*, 1910, I, стр. 178.

[12] Newsholme, *Lancet*, 10 декабря 1910 г., стр. 1690.

[13] *Материалы для изучения вариации*, 1894, стр. 358.

[14] Уокер Г., *Бюллетень больницы Джона Хопкинса*, XII, 1901, стр. 129.

[15] Ср. Р. Х. Комптон, *Новый фитолог*, 1911, стр. 249.

[16] *Arch. f. Entwicklungsmech.*, 1907, XXIII, p. 249.

[17] *Bull. Soc. Bot. de France*, xxxiv, 1887, p. 182.

[18] Р. Бойль, *"Происхождение форм и качеств"*, Оксфорд, 1666.

[19] Замечательные эксперименты по этому вопросу недавно были проведены Р. Х. Комптоном (*Camb. Phil. Soc.*, XV, 1910, стр. 495), показывающий, что у определенного ячменя, "Кукурузы с оперением", среднее соотношение слева направо составляет около 1,5. Более полная статья с тех пор была опубликована Compton, *Jour. Генетика*, 1912, II, I, стр. 53.

СНОСКИ: ГЛАВА III.

[1] Stéphane Leduc, *Théorie Physico-Chymique de la Vie*, Paris, 1910.

[2] *Материалы для изучения вариативности*, № 249, с. 217; и с. 272.

[3] *Материалы*, стр. 118.

[4] Черч, А. Х., *Об отношении филлотаксиса к механическим законам*, Лондон, 1904.

[5] Возникает вопрос, не является ли доминирование пальчатого листа над перистым на самом деле примером доминирования меньшего числа сегментов над более высоким. Из-за неопределенности, действительно ли сопоставимы два данных листа двух отдельных растений, невозможно провести вполне удовлетворительные численные сравнения, но я думаю, что мнение о том, что у листа "Папоротника" больше долей, чем у аналогичного в остальном "Пальмового" листа, может быть справедливо поддержано. Если это допустить, то "пальмовый" лист представляет доминирующую малочисленность, а его круглая форма является следствием большей силы роста, которой так часто обладают представители более короткого ряда.

[6] Возможно, важно помнить, что у определенных видов бактерий (например, у *Bacillus Anthracis*) деление может прекратиться, если организм культивируется в определенных искусственных условиях, хотя рост продолжается. Таким образом, получаются очень длинные несегментированные нити.

[7] *Arch. f. Entwrm.*, XX, 1905, стр. 76; *Sitzungsb. d. Ges. Naturf.*, Берлин, 1907, стр. 41 и др.

[8] Боррадейл, Лос-Анджелес, *Жур. Морской зоол.*, 1897, № 8.

[9] Я должен упомянуть, что доктор Пшибрам приходит к выводу, что в целом факты свидетельствуют против этой интерпретации, но поскольку, безусловно, требуется больше доказательств, я обращаю внимание на такую возможность.

[10] Морган, Т. Х., *Возрождение*, 1901.

[11] Было бы интересно узнать, продолжается ли рост на исходном заднем конце после того, как спереди сформировался новый "задний" конец.

[12] В реально наблюдаемом случае неслаженная рябь имела длину волны около $2-1/2$ дюймов; и когда новые были впервые сформированы, было около 30 гребней по длине, первоначально пройденной 15 или 16.

[13] *Наука и философия организма*; Лекции Гиффорда, 1907. Лондон, 1908, стр. 141.

СНОСКИ: ГЛАВА IV.

[1] Гейтс, Р. Р., *Zts. f. Abstammungslehre*, 1911, IV, стр. 341 и 361.

СНОСКИ: ГЛАВА V.

[1] См. Lotsy and Baur, Rep. Конференция по генетике, Париж, 1911, стр. 416-426. Compare Lecoq on *Mirabilis jalapa* × *longiflora*, *Fécondation des Végétaux*, 1862, p. 311.

[2] *Представитель Evol. Ctee. R. S.*, IV, 1908, стр. 38.

[3] *Бер. Deut. Bot. Ges.*, 1908, XXVI, a, стр. 672.

[4] *Jour. Генетика*, 1, 1910, с. 57.

[5] В отношении 1 к *Evol. Committee*, 1902, стр. 132, внимание было привлечено к этой возможности, хотя, конечно, в то время предполагалось, что она существует только у сексуальных животных. Мне и в голову не приходило, что даже растение-гермафродит может находиться в таком состоянии.

[6] Из описания потомства *мурикат*, использовавшейся в качестве матери.

[7] де Фриз, *Виды и разновидности*, 1905, стр. 259.

[8] Зейлстра в недавней статье объявляет, что многие растения *panella* подвержены бактериальному заболеванию, которому он приписывает их карликовость. Я полагаю, что это относится не ко всем *растениям panella* и что некоторые из них являются карликовыми, если не считать болезней. Без сомнения, по этой причине дело может еще больше осложниться.

[9] *Зц. ф. Абстамм.*, 1912, VIII.

[10] *Арх. ф. Цельфоршунг*, 1912, IX, стр. 331.

СНОСКИ: ГЛАВА VI.

[1] Доказательства см. Татт, Дж. У., *Пер. Ent. Soc.*, 1898, стр. 17. Сравните замечательный случай, приведенный Гуликом (*Эволюция расовая и габитуальная*, стр. 123), о двух *расах цикад*, которые разделены по причине их жизненных циклов, один из которых имеет период 13, другой 17 лет.

[2] Для ссылок см. *Материалы*, стр. 396, а также G. Баур, *Амер. Нац.*, 1893, июль, стр. 677.

[3] Дженнер Вейр, *энтомолог*, 1880, XIII, стр. 251.

[4] Джентинк, *Заметки Лейденского музея.*, 1885, VII, стр. 111. Образцы, иллюстрирующие эту особенность, находятся в Британском музее.

[5] *Указ. Соч. Зоол. Соч.*, 1895, стр. 850. Табличка. Этот замечательный случай связан со многими моментами, помимо упомянутых выше. Например, не только самцы похожи на самок, но и небольшая часть самок напоминает обычный мужской тип. Полосы - это не просто образовавшиеся пятна, поскольку они занимают разные анатомические положения. Пятна почти всегда имеют черную брюшную поверхность, но у полосатых форм эта область почти всегда покрыта семенниками. *Spartium retama*, пищевое растение, не будет расти в Англии, но если бы его можно было натурализовать в Америке, там можно было бы исследовать всю проблему и почти наверняка были бы получены результаты, представляющие исключительный интерес.

[6] Донкастер, Л., *Прок. Зоол. Соч.*, 1905, II, с. 528.

[7] Мне неизвестно, были ли когда-либо проработаны детали этого поразительного случая. Следует отметить, что зеленая и синяя формы возникают не из-за простой модификации красного пигмента; поскольку эти цвета из-за интерференции разветвляются на площади,

занимаемой красными линиями. Следовательно, различия между этими формами не могут быть просто химическими, как мы можем предположить, например, в случае многих красных и желтых форм, а генетические взаимоотношения разновидностей *геликонид* породили бы множество новых проблем и заслуживали бы экспериментального изучения.

[8] Вудфорд, Ф.К., пер. *Полевой клуб Северного Стаффордшира*, XXXV, 1901 год, номерной знак.

[9] E. Gallé, *Compte Rendus du Congres Internat. de Bot. выставка. Университет.*, 1900, с. 112.

[10] Флора Ментоны, 1864-8, *Новый акт акад. Caes.*, XXXV, 1869.

[11] Этими фактами я обязан канонику А. М. Норману, который показал мне наглядные образцы. Первоначально они были описаны Бауэрбанком (*Monogr. Brit. Spongiadae*, т. II, стр. 18 и XX; т. III, Pls. I и III). Образец *G. compressa* имел размеры 5 дюймов при наибольшей ширине 3-1 / 4 дюйма. Был обнаружен *G. ciliata* размером 3 дюйма в длину и 3/4 дюйма в ширину. Эти размеры во много раз превышают размеры обычных образцов.

[12] Coutagne, G., *Recherches sur le Polymorphisme des Mollusques de France*, *Annales Soc. d'Agric. Sci. et Industr. Луон*, 1895.

[13] Что касается синонимии и ссылок, см. Coutagne, стр. 45.

[14] А. Ланг, *Бастард фон H. hortensis Muller H. nemoralis L.* Йена, Г. Фишер, 1908; на тонкой цветной пластинке показаны разновидности вида и их гибриды.

[15] С этими доказательствами сравните данные, приведенные А. Делькуром в его недавно опубликованных ценных статьях, касающихся вариаций *Notonecta*. Особенно см. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, 1909, XLIII, стр. 443; и *C. R. Soc. Буол.*, 1909, LXVI, с. 589.

[16] Аллен, Дж. А., *Булл. Амер. Муз. Н.Х.*, III, 1891, стр. 51-54.

[17] Дж. Т. Гулик, *Эволюция, расовый и габитуальный характер*, Институт Карнеги, Публикация № 25, 1905.

[18] А. Г. Майер, *Память. Муз. Сост. Anat. Гарвард*, Том II. XXVI, 1902, с. 117. Из приведенных таблиц я не могу установить действительные цифры по двум промежуточным долинам, но они были значительными.

[19] На что меня очень любезно направил мистер К. Т. Тречманн.

[20] Standfuss, *Handbuch d. paläarkt Gross-schmet*, 1896, p. 321.

[21] *Энциклопедический справочник*, XVIII, № 7, 1906.

[22] Эти доказательства были в значительной степени собраны мистером Г. Т. Порриттом, который уделил этому вопросу много внимания.

[23] Было, конечно, доказано, что такое прямое действие имеет место в случае нескольких диморфных личинок (например, *A. betularia* самой по себе) и куколок.

[24] См. Harris, *Proc. Ent. Soc. Лондон*, 1904, с. lxxii и 1905, с. lxiii; также Хэмлинг, *пер. с англ. Лондонский сити, Энциклопедический словарь.*, 1905, стр. 5.

[25] Я в долгу перед мистером Аутрамом Бэнгсом из Гарвардского музея за то, что он привлек мое внимание к этому замечательному случаю.

[26] *Auk*, 1889, VI, с. 219.

[27] *Анн. Н. Я. Акад. наук.*, 1878, I, стр. 149.

[28] *Анн. Н. Я. Акад. наук*, 1878, I, стр. 149.

[29] *Там же*, 1912, стр. 523-8.

СНОСКИ: ГЛАВА VII.

[1] Дж. А. Аллен, *Североамериканский вид рода Colaptes, рассмотренный с особым упором на родство C. auratus и C. cafer*. Булла. *Am. Mus. Nat. История.*, IV, 1892.

[2] Случай, когда рыжеволосая самка × черноголовый самец дали черноголовую самку и рыжеволосого самца, см. *Журнал птиц.*, N. S., IV, стр. 49 и 329

[3] Другие разновидности этой птицы также интересны и важны. У нормального самца рыжая голова и красное горло. У самки рыжая голова и белое горло, но известны разновидности самок с черной головой, что еще раз иллюстрирует переход от черного к красному. Следует отметить, что это не просто сохранение ювенильного признака, но по мере взросления у птиц появляются красные перья или, в виде исключения, черные. Существует также западный вид, *ruber*, у которого оба пола сильно окрашены в красный цвет и похожи друг на друга. Самец *nuchalis* соответствует этому типу, а самка - нет.

[4] У доктора У. Брюстера, например, есть замечательный экземпляр чирока (*каролинская сетка*) с белым воротничком, сильно развитым спереди и по бокам шеи, в том месте, где у нормального нет такой отметины.

[5] Об этой разновидности говорят как о кайре кольчатой и иногда рассматривают как отдельный вид, которому Бруних дал название *ringvia*. В поддержку этой точки зрения доктор Уильям Брюстер, которому я обязан большой помощью в изучении изменчивости птиц, обратил мое внимание на свои собственные наблюдения, а также наблюдения Мейнарда о том, что окольцованные птицы иногда спаривались вместе, хотя и в небольшом меньшинстве (см. Brewster, *Proc. Boston Soc. N. H.*, XXII, 1883, стр. 410). Однако было бы возможно получить множество экземпляров разновидностей, спаривающихся вместе, хотя и окруженных типичной популяцией (*например*, два разных черных дроздика, *Зоолог*, стр. 2765; два разных козодоя, *там же*, стр. 5278). Я склонен полагать, что в природе спаривания между братьями и сестрами нередки у многих видов животных и что это в значительной степени способствует образованию спорадически изменяющихся колоний.

[6] Сосальщики сока питаются деревьями и по общему виду чем-то напоминают наших пятнистых дятлов. *Колаптес* питается землей и, возможно, скорее соответствует европейскому зеленому дятлу.

[7] За ознакомление с этим примером я признателен мистеру У. Д. миллеру из Американского музея естественной истории. Некоторое изложение фактов дано Бэрдом, Брюером и Риджуэем (*История. Н. Амер. Птицы*. 1874, II, стр. 540, 544 и др.). *S. varius* занимает всю страну в подходящих местах от Атлантики до восточных склонов Скалистых гор и от всей Мексики до Гватемалы. *S. nuchalis* сначала был известен только в Южных Скалистых горах, но впоследствии многие были обнаружены в Юте. *S. ruber* ограничен побережьем Тихого океана. По мнению Риджуэя, все три являются географическими формами одного вида. У *ruber* представители обоих полов похожи как большим расширением красного цвета на горле, так и красным полумесяцем. Самец *nuchalis* склоняется к *рубериодной* форме, а самка - нет. У этой самки горло немного красное, как у самца *varius*, тогда как у самки *varius* горло беловатое.

[8] Не только позвоночные, но и морские ракообразные и моллюски иллюстрируют этот любопытный "принцип" вариации, на что ранее указал мне каноник Норман с многочисленными иллюстрациями. Конечно, есть и обратные случаи.

[9] Чепмен, Ф. М., *Булл. Amer. Mus.*, IV, 1892, стр. 1; см. также Ridgway, *Птицы Северной и Средней Америки*, 1902, Часть II, стр. 214.

[10] Было бы очень полезно при факторном анализе, если бы можно было избежать использования описательного термина "зеленый" применительно к случаям, когда эффект зеленого обусловлен только смесью черного и желтого пигментов. Отсутствие желтого цвета - единственное различие между мантией и нижней частью *pinus* и *chrysoptera*.

[11] *Бык. Амер. мусульманин. Нац. История.*, XXIII, 1907, с. 467.

[12] Ссылки на эту тему можно найти в *Brit. Mus. Cat. Птицы*, XVII, с. 13.

[13] За эти факты я в долгу перед мистером У. Л. У. Филдом, который недавно опубликовал отчет о своих наблюдениях и экспериментах. См., в частности, "*Психею*", 1910, XVII, № 3, где даны полные ссылки на предыдущие публикации.

[14] Факты и дополнительные ссылки см. У. Х. Эдвардс, *Бабочки Северной Америки*, 2D серия, Папилио VII и X; 3d серия, 1897, Папилио IV, *Can. Энтом.*, 1895, XXVII, с. 239.

[15] Я думаю, что этот случай справедливо включен, потому что тип *machaon* настолько широко распространен, что его нельзя рассматривать как продукт северного климата, равно как и *asterias* нельзя считать формой сугубо теплых стран, учитывая, что *brevicauda*, которая едва ли отличается от *asterias*, обитает в ньюфаундленде (там наблюдается любопытная фаза, когда желтый цвет в значительной степени заменяется красным).

СНОСКИ: ГЛАВА VIII.

[1] Старые авторы часто называют *Меоне*, именем Эспера.

[2] Существуют также две различные островные формы, в отличие от европейской, *Xiphia* с Мадейры, и меньшей разновидности, *Xiphoides* с канарских островов. См., в частности, Baker, G. T., *Пер. Ent. Soc. Лондон*, 1891, стр. 292.

[3] Шпейер, Адольф и Август. *Verbreitung der Schmetterlinge*, 1858, I, p. 217.

[4] *Лепид. Comparée*, fsc. III, стр. 372.

[5] Мистер Роулэнд-Браун привлек мое внимание к утверждению доктора Вайантена (*Petites Nouv. Ent.*, II, 235), что у Индре-и-Шер первый выводок относится к северному типу, а второй - к южному. Мой опыт показывает, что в неволе эти различия не проявляются, и у меня есть настоящие *эгерии* как первый выводок из Вены и как поздний выводок из Ландов. Я никогда не коллекционировал в Индре-и-Шер.

[6] С тех пор я видел настоящую *эгерию* из Ферроля на крайнем северо-западе, которая была в коллекции мистера Татта.

[7] Мистер Г. Уилер любезно показал мне серию, идентичную этому типу, с Гернси и другие из окрестностей Лана.

[8] *Ent. Rec.*, V, 1894, стр. 134.

[9] У мистера Уилера есть несколько бледных, но довольно изношенных образцов из долины Роны в Вернаязе.

[10] См. Флек Э., Макролепия. *Rumäniens, Bul. Сок. Наука*, VIII, 1899, стр. 720.

[11] Мой опыт согласуется с опытом м-ра Х. Уильямса (*Ent. Rec.*, VIII, 1896, стр. 181) в том, что хорошо сформированные куколки могут переносить значительные морозы; но раньше я обнаруживал, что половозрелые личинки обычно погибают, если их не защищать, и я полагаю, что личинки, которые пытались окуклиться в теплую осеннюю погоду, а затем были застигнуты морозами, всегда погибали. Маленькие личинки, которые могут заползать в укрытие в нижней части растений, выжили, и я предполагаю, что на севере зима обычно проходит в таком состоянии (см. Также Merrifield, F., *Ent. Rec.*, VIII, 1896, стр. 168, и Carpenter, J. H., *там же*).

[12] Некоторые самые невероятные виды делают это. Однажды у меня была личинка *Parnassius delius*, найденная на высоте около 5500 футов, которая появилась поздней осенью (по-моему, в октябре), в то время года, когда она, должно быть, погибла на своей родине.

[13] См., например, Barrett, G. C., *Чешуекрылые британцев. Острова*, I, 1893, с. 229; также Grover, W., *Ent. Rec.*, IX, 1897, с. 314; Williams, H., *Proc. Ent. Soc.*, 1898, который вырастил несколько особей из Нью-Фореста, которые могли бы сойти за бретонцев, хотя остальные члены семейства были настоящими *эгеридами*.

[14] Над водопадом Тоса.

[15] *Bul. Сок. Наука*, VIII, 1899, стр. 691.

[16] Тот факт, что Вейсман, нагревая куколок, получил только одну осеннюю особь, как мне кажется, скорее показывает, что второй выводок может быть произведен, чем то, что он невозможен, как обычно делается вывод.

[17] Schima, K., *Verh. Зоол. бот. Гэс. Wien*, LX, 1910, p. 268.

[18] *Rhopalocera Palaearctica*, Флоренция, 1905-11, особенно Pl. XXXII.

[19] Смотрите рисунки в Barrett, G. C., *Чешуекрылые Британии. Острова*, I, часть 3, стр. 25.

[20] Татт, Дж. У., *Ent. Rec.*, XVIII, 1905, стр. 5. Там же он утверждает, что на перевале Менделя *аркания* "впадает" в *дарвиниану* и что в тирольских местностях переход особенно очевиден. Уилер (там же., XIII, 1901, стр. 121) выражает противоположное мнение, что *сатирион* относится к *аркании*.

[21] Х. Роулэнд-Браун, *Ent. Rec.*, XI, 1899, стр. 293.

[22] Speyer, Stettiner, *Ent. Ztg.*, XXXI, 1870, p. 63.

[23] В отношении близко аналогичного случая *Spilosoma lubricipeda* Стендфусс делает аналогичное заявление. Он вывел этот тип в крупном масштабе с лучевой формой, которую он называет *промежуточной*, и говорит, что за четыре года различных скрещиваний он так и не получил действительно переходных форм. Тем не менее, изучив большие серии, особенно работы мистера У. Х. Б. Флетчера, я пришел к выводу, что некоторые из них могут быть отнесены к такой категории, но я вполне готов обнаружить, что такие экземпляры гетерозиготны. (См. Standfuss, *Рукопись Д. Гросс-Шмета.*, 1896, стр. 307.) Ни в коем случае не маловероятно, что различные темные формы *лубрикипеды* соответствуют прогрессивной серии факторных добавлений. Названы многие стадии, и из них наиболее определенными являются *промежуточная* стадия Стендфусса (вероятно, = *эборахи* из Тагвелла) и очень темная *затима* из Гельгоlanda, у которой желтыми остаются только грудная клетка, нервные окончания и небольшое поле на передних крыльях. Методом Десменжа от *Затимы* была выведена форма, у которой стерто даже поле на переднем крыле. Точные обстоятельства, при которых *затима* встречается на Гельголанде, заслуживают специального изучения, поскольку на острове также водится обычная *лубрикипеда*. Ссылки на британские явления см., в частности, Хьюитт У., *Натуралист*, 1894, стр. 353. Что касается *Затимы*, см., в частности, Krancher, *Soc. Ent.*, II, 1887-8, стр. 26. Я в долгу перед доктором Хартлаубом за информацию о гельголандских типах.

[24] Буадуваль, Булла. *Соц. энт. фр.*, III, 1834, стр. 5.

[25] Систематика *сетины* вызывала много споров, но, я полагаю, никто не сомневается, что *аурита* и *рамоза* являются формами одного вида. См. также Chapman, A. T., *Ent. Rec.*, XIII, 1901, стр. 139.

[26] *Арх. Naturg.*, 33, 1867, стр. 116.

[27] *Брум. Муз. Ком., Batrachia Gradientia*, 1882.

[28] Географическое распределение почти родственных видов. *Амер. Нац.*, XLI. 1907, стр. 207.

[29] Смотри позже, стр. 242.

СНОСКИ: ГЛАВА IX.

[1] Semon, R., Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, published in *Fortschr. der naturw. Forschung.*, Bd. 11, 1910.

[2] Standfuss, M., *Denks. Schweiz. naturf. Ges.*, XXXVI, 1898, стр. 32.

[3] Fischer, E., *Allg. Ztschr. f. Entomologie*, Bd. VI, 1901.

- [4] Из 12 обработанных куколок 8 умерли, а из 4 выживших пострадала только одна. См. М. В. Линден, *Архив. Rassen. u. Gesells.*, 1904, I.
- [5] Для иллюстраций см. "Этюды Энтома" Обер-Тура., 1896, где представлены многие из этих любопытных aberrаций; также Барретт, *Лепид. Брит. Острова*, II, стр. 71 и 72.
- [6] Schübeler, F. C., *Die Culturpflanzen Norwegens*, 1862, especially pp. 24 and 28.
- [7] Я признателен ему и доктору Э. Голду за то, что они потрудились ответить на мои вопросы. Некоторое представление о том, на какую погоду указывает среднее значение на $2,76^{\circ}\text{C}$. Выше среднего значения, можно получить из сравнения с 1911 годом, который большинству людей запомнился как одно из самых жарких летних периодов в их жизни. Июль того года был в восточной и юго-восточной Англии примерно на 4°F выше среднего значения, но на $2,67^{\circ}\text{C}$. это означает примерно на $4,8^{\circ}\text{F}$. выше среднего значения. В Гринвиче июль 1859 года был примерно на $6,5^{\circ}\text{F}$ выше среднего.
- [8] Вилль, Н., *Биол. Cbltt.*, XXV, 1905, стр. 521.
- [9] Wettstein, R. von. *Der Neo-marckismus u. seine Beziehungen zum Darwinismus*, Jena, 1903.
- [10] Т. Грэм Браун, профессор Рой. Soc., 1912, т. 84, В, стр. 555. В этой статье дается полная ссылка на предыдущую литературу по данному вопросу.
- [11] Морган, Т. Х., *Эволюция и адаптация*, Нью-Йорк, 1903.
- [12] Основная статья Каммерера по этому вопросу находится в *Arch. f. Entwm.*, 1909, XXVIII, стр. 447, и именно к этому относятся ссылки на страницы в настоящем тексте. Его предыдущая статья появилась, *там же.*, 1906, XXII, стр. 48. Отчет о его дальнейших экспериментах *салитами* приведен в *Natur*, 1909-10, Высота 6, стр. 95.
- [13] В ответ на мое письмо доктор Каммерер, который в то время находился вдали от дома, очень любезно ответил, что он не совсем уверен, убивал ли он особей *Alytes* с помощью "Brunftschwielien" или у него были только живые самцы четвертого поколения, но что он пришлет иллюстративный материал.
- [14] Каммерер П., *Natur*, 12 декабря 1909 г., Часть 6, стр. 95, повторено в *12 Flugschrift d. Deutsch Ges. f. Züchtungskunde*, Berlin, 1910.
- [15] *Festschrift zum Andenken an Gregor Mendel*, being vol. XLIX из *Berx. Naturf. Ver. in Brünn*, 1911, p. 98.
- [16] Главными работами Каммерера по этому вопросу являются *Archiv fur Entwm.*, XVII, 1904, и *там же.*, XXV, 1907. Краткое изложение результатов также приведено им в *12 Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde*, Berlin, 1910.
- [17] "Bei Fortdauer der Versuchsbedingungen sind als Vollmolche geborene *Salamandra maculosa* gleich bei der ersten Geburt *abermals voll molchgebärend*, benutzen zum Geburtsakt das trockene Land, und zwar unter Erreichung der (bei *Salamandra atra* normalen) *Embryonen-Zweizahl*," Kammerer, 1907, p. 49.
- [18] 1904, с. 56.

[19] Во всех статьях Каммерера это используется почти как технический термин. Я полагаю, это означает, что эта особенность проявлялась не один раз.

[20] Следует отметить, что статьи содержат множество деталей, особенно описывающих состояние личинок, которые я не пытался представить, но приведенный здесь отчет содержит все, что казалось существенным для понимания более важных особенностей отчета.

[21] Первое появилось в *Natur*, 1909-10, раздел 6, стр. 94; а второе, содержащее цветные фотографии животных, в уже упомянутой лекции, *12 Flugschr. d. Deut. Ges. f. Züchtungskunde*, Берлин, 1910, стр. 26. В статье Менделя *Festschrift*, 1911, тема продолжена, но больше ничего не добавлено к этой части эксперимента.

[22] Э. Г. Буленджер, *Труды. Зоол. Соч.*, 1911, с. 323.

[23] *Mendel Festschrift*, 1911, p. 84.

[24] *12 Flugschrift. Deut. Ges. Züchtungskunde*, 1910, Fig. 15, P. Reihe.

[25] *Mendel Festschrift*, 1911, p. 83.

[26] Филд, 1912, 30 марта.

[27] *Там же.*, 1904, стр. 863.

[28] *Mitth. Naturw. Университет имени Вер. А. Д. Wien*, 1908, p. 53.

[29] Что касается разновидностей *Lacerta muralis* в Западной Европе и Северной Африке, см. Boulenger, G. A., *Trans. Зоол. Соч.*, 1905, т. XVII, с. 351.

[30] Что касается экспериментов Клебса, связанных с передачей приобретенных символов, см. Приложение.

СНОСКИ: ГЛАВА X.

[1] Pringsheim, H., *Die Variabilität niederer Organismen*, Berlin, 1910.

[2] F. Wolf, Modifikationen u. Mutationen von Bakterien, *Zts. F. indukt. Abstam. u. Vererbungslehre*, II, 1909, p. 90.

[3] Уинслоу, С. Е. А. и А. Р., *Систематические взаимоотношения кокковых*. Нью-Йорк, 1909 год.

[4] К. К. Добелл, *Журнал. Генетика*, 1912, II, стр. 201, где даны полные ссылки. Еще позже тот же автор опубликовал превосходное резюме доказательств, относящихся к бактериям (*там же.*, II. 1913, стр. 325).

[5] See Woltereck, *Verh. d. Deut. Зоол. Гэс.*, 1909, с. 110; и 1911, с. 142. Это тема, которую можно должным образом оценить, только обратившись к оригинальным работам. С этим связаны несколько сложностей, на которые я здесь не ссылался.

[6] *Процесс. Соч.*, Б, т. 86, 1913, с. 113.

[7] Исследование эволюции жуков-хризомелид рода *Leptinotarsa*, Публикации Карнеги, 1906, № 48.

[8] Это знаменитый колорадский жук или картофельный клоп, который нанес такие серьезные разрушения посевам картофеля. Кажется, нет никаких сомнений в том, что это насекомое, ранее неизвестное в восточных Штатах, пробралось на восток по горным тропам, когда был открыт запад.

[9] Это указано на цветной табличке, но я не нашел в тексте какого-либо явного указания на этот счет и не уверен, что отсутствие пигмента считалось полным.

[10] *Биология. Булл.*, XVIII, 1910, стр. 285.

[11] Это описание не совсем согласуется с изображением личинок на стр. 17 книги *Эволюция в роде Leptinotarsa*, поскольку там личинка *undecimlineata* показана белой на второй стадии, но желтоватой на третьей стадии; возможно, при печати допущена ошибка.

[12] *Биология. Булл.*, XX, 1910, стр. 67.

[13] Что касается взаимосвязей этих трех форм, тауэр утверждает (1906, с. 18), что *angustovittata*, которую он вывел из *undecimlineata*, является промежуточной между ней и *signaticollis*. Сравните Stål, "*Монография. о Хризомелидах*", 1862, стр. 163; и Jacoby, *Biol. Центр. Амер. Celeopt.*, vi, Часть 1, стр. 234, стр. xiii, рис. 20; Табл. 41, рис. 15; там же., Дополнение, стр. 253. Все эти формы, очевидно, очень тесно связаны, и разграничение видов довольно произвольно. Джейкоби действительно предполагает, что *undecimlineata* может быть разновидностью *decemlineata*.

[14] Гортнер, Амер. Нац., декабрь 1911 г., XLV, стр. 743.

[15] *Мутации, вариации и взаимоотношения энотерий*, Публикация Института Карнеги № 81, 1907, стр. 61-64.

[16] Макдугал, Д. Т., "Изменения в наследственности, вызванные лечением яичников", *Бот. Газ.*, т. 51, 1911, с. 241.

[17] Пейн, Фернандус, *Биолог. Булл.*, XVIII, 1910, стр. 188, и там же., XXI, 1911, стр. 297.

[18] См., в частности, "*Мутация и травматизм*", Париж, Феликс Алькан, 1908.

[19] Дж. Х. Пауэрс, "Морфологическая изменчивость и ее причины у *Amblystoma tigrinum*". *Исследования Зоологической лаборатории. Университет Небраски*, № 71, 1907.

[20] В связи с этим случаем я бы отсылал читателя к некоторым замечательным наблюдениям доктора Т. А. Чепмена над различными типами личинок, которых он вырастил из моли *Arctia caja* (*Ent. Rec.*, IV, 1893, стр. 265 и последующие части). От матери-одиночки он вырастил большое разнообразие форм, некоторые из которых быстро откармливались и проходили свое развитие, не вступая в определенные стадии, а другие были, как он их называл, "отсталыми", линияли чаще, чем их собратья, и развивались гораздо медленнее. Остается очень надеяться, что такой случай может быть критически исследован методом аналитической селекции.

СНОСКИ: ГЛАВА X.

[1] Бюффон, *История. Нац.*, Уазо, 1780, VII, стр. 3.

[2] Там же, VIII, с. 115.

[3] Кибл, *Журнал генералитета*, 1912, II, стр. 173.

[4] *Животные и растения*, изд. 1, 1868, II, стр. 180-5.

[5] *Животные и растения*, изд. 1, 1868, II, стр. 165.

[6] *Виды и разновидности*, 1905, с. 471.

[7] Корпенс, *Фестиваль. мед.-нац. Гес. zur 84 Versamml. Deutsch. Naturf. u. Aertze. Münster i. W.*, 1912.

[8] Это случай несколько иного порядка, и я упоминаю его отчасти по этой причине как иллюстрацию сложности, которую могут представлять такие негативные примеры. Трудность заключается в том, что, хотя буйвол и зебу могут размножаться вместе, зародыш слишком велик, чтобы родиться живым. (См. Ackermann *Ber. d. Ver. f. Naturk.*, Кассель, 1898, стр. 69. Профессор С. Натузиус из Галле, имеющий большой опыт в скрещивании крупного рогатого скота, говорит мне, что ему никогда не удавалось скрестить буйволов с другими видами.)

[9] В статье, которая будет опубликована в Отчете Генетической конференции, Париж, 1911 г., Беллер утверждает, что он получил несколько частично фертильных гибридов при скрещивании *N. sylvestris* × *tabacum*. Что касается различных степеней стерильности у гибридов между видами *Nicotiana*, см. Lock, R. H., *Ann. Roy. Bot. Сады. Перадения*, IV, 1909, с. 195.

[10] *Beitrage zur Biol. der Pflanzen.*, X, 1911, p. 379.

[11] Была замечена одна очень своеобразная особенность, а именно, что все новые формы в F₂, из которых были выведены, сбылись. Насколько я понимаю, это утверждение относилось к пяти таким новым типам, и они были представлены 76 особями в F₃, но желательны дополнительные подробности по этому вопросу. Был замечен еще один любопытный факт, а именно, что одна из форм F₁ (*cochleata* × *radiata*) при оплодотворении *cochleata* дала высокополиморфное семейство, но при оплодотворении *radiata* полученное потомство было почти однородным.

[12] У меня также было несколько семян F₁, подаренных мне мистером Р. Х. Локком.

[13] В статье, которая вот-вот появится в журнале *Jour. Linn. Soc.* Мистер А. В. Саттон идентифицирует этот палестинский горошек как *Pisum humile* производства Буассье и Ноэ.

[14] Ллойд Р. Э., *Рост групп в животном царстве*, Лондон, 1912.